

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

НОРМАЛЬНЫЕ РУКОВОДСТВА ДЛЯ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ

В. ШИМКЕВИЧ

ПРОФЕССОР ПЕТРОГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗООЛОГИИ

ТОМ ПЕРВЫЙ

с 306 рисунками в тексте

ИЗДАНИЕ ПЯТОЕ

ПЕРЕСМОТРЕЛИ И ДОПОЛНИЛИ

Л. и В. ШИМКЕВИЧ

Под редакцией проф. М. РИМСКОГО-КОРСАКОВА



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА . . . 1923 . . . ПЕТРОГРАД

НОРМАЛЬНЫЕ РУКОВОДСТВА ДЛЯ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ

В. ШИМКЕВИЧ

ПРОФЕССОР ПЕТРОГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗООЛОГИИ

ТОМ ПЕРВЫЙ

с 306 рисунками в тексте

ИЗДАНИЕ ПЯТОЕ

ПЕРЕСМОТРЕЛИ И ДОПОЛНИЛИ

Л. и В. ШИМКЕВИЧ

Под редакцией проф. М. РИМСКОГО-КОРСАКОВА

La vie c'est le germe et le germe c'est
la vie. Pasteur.

La fécondation est la condition de la conti-
nuité de la vie. Par elle le générateur échappe
à la mort. Van Beneden.

Ohne Hypothese und Theorie giebt es keine
Naturforschung. Weismann



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА . . . 1923 . . . ПЕТРОГРАД



От автора.

Предлагаемый очерк представляет собой краткое изложение тех сведений, которые необходимы для каждого желающего приступить к изучению зоологии. Особенность этого очерка от других, имеющих в русской и иностранной литературе, та, что в нем отведено широкое место данным общей физиологии и так называемой механике развития и экспериментальной зоологии вообще.

Условия жизнедеятельности клетки, гипотезы, объясняющие эту жизнедеятельность с точки зрения физико-химической, попытки воспроизвести, хотя бы в грубой форме, физическую сторону этих явлений, процессы размножения и развития при искусственных условиях в связи с тератологией и гипотезы, опирающиеся на добытые этим путем данные и пытающиеся свести сложные явления развития к более простым, процессы регенерации, наконец, экспериментальное исследование гибридизации и наследственности вообще — все это характеризует направление биологии позднейшего времени. Поэтому мы и отвели этим данным гораздо более места, чем это делается обыкновенно в подобных очерках.

Затем, считая усиленное освещение фактов неременным условием осмысленности учебника, побуждающей к самостоятельному мышлению и работе учащихся, мы позволили себе ввести еще некоторые субъективные предположения (большой частью уже высказанные нами в специальной печати), но, понятно, в возможно сжатой форме. Таковы, напр., отделы, посвященные вопросам: о теоретическом представлении о клетке; о соотношении между делением клеток, прямым и кариокинетическим; о происхождении двусимметричных форм от радиальных; о происхождении ракообразных и хордовых; о морфологическом значении половых полостей у некоторых Metazoa; об атактистическом значении своеобразной регенерации хрусталика у амфибий, в связи с вопросом о происхождении глаз хордовых; о роли подбора в человеческом обществе; о значении аномалий и уродств в образовании видов и др.

Допуская вполне, что многие из высказанных предположений таковыми и останутся, мы считаем их полезными, хотя бы в качестве «рабочих гипотез» для тех, кто ищет не только фактического знания, но и понимания разрозненных фактов. А в этом, ведь, вся задача человеческого познания.

Книга наша при первом ее появлении встретила ряд весьма сочувственных и давших нам нравственное удовлетворение отзывов, и притом как в нашей, так и в иностранной литературе. Тем не менее мы хорошо сознавали многие недосмотры и пробелы, которые и постарались исправить в последующих изданиях.

Значительной переработке подверглись отделы, касающиеся гамогонии простейших, трансплантации и эксплантации, учения о мезодерме и целоме, редукции, оплодотворении и гибридизации, определения пола, биогенетического закона, регенерации, полового диморфизма, наследственности и др. Книга значительно выросла по сравнению с предыдущим изданием, хотя мы ввели местами мелкий шрифт и опустили литературу, ограничившись именами авторов и годом соответствующей работы.

Несколько слов касательно принятой нами терминологии. Везде, где можно без ущерба для смысла, мы заменяем излюбленные нашими современными зоологами термины: вентральный, дорсальный, медианный и др.—русскими: брюшной, спинной, срединный и др. Мы удерживаем еще недавно бывшие в ходу у нас выражения: стрекательные пузырьки, волнистая перепонка и др., вместо все более входящих в употребление: нематоцисты, ундулирующая мембрана и др. При руссификации иностранных терминов мы стараемся ближе держаться к их латинскому первоисточнику. Так мы пишем: вакуола, а не вакуоль; фибрилла, а не фибрилль; центриола, а не центриоль и т. п. В русской транскрипции латинских слов мы следуем общепринятому приему и пишем: гастрюла, но гастрюлярный; молекула, но молекулярный и т. п. Еще недавно употребительные женские окончания терминов: эктодерма, бластомера и др., теперь заменяются мужскими: эктодерм, бластомер и др. Мы не следуем этому новшеству, тем более, что в первом примере как женское, так и мужское окончание одинаково не соответствуют первоисточнику (греческое *ἐρίρη* среднего рода). Точно так же мы попрежнему употребляем термин гена в женском роде, не видя основания менять его на мужской (ген). Такие реформы, не внося существенного улучшения, создают излишнюю путаницу для начинающих. Одинаково мы не следуем за попытками передавать немецкое и английское *H(h)* в русской транскрипции иностранных фамилий не через *I(i)*, а через *X(x)*, дабы не писать Хёксли,

Хеккель и т. д. вместо давно укоренившихся и привычных Гёксли, Геккель и т. д. Тем более, что и та и другая передача фонетически одинаково неверна. Мы не говорим уже о совершенно чуждом русскому языку приеме, до известной степени понятном в специальных работах, но недопустимом в учебниках, — писать иностранные и даже русские фамилии иностранными буквами, но с русскими падежными окончаниями, отделенными апострофом. Этот прием привел, напр., к тому, что в русской статье мы читаем об «исследовании Ророффа, сделанном в München'e» и т. д. Но мы сохраняем иностранную транскрипцию русских фамилий в скобках, если имеется в виду работа, опубликованная на иностранном языке. Мы понимаем, что создание русской терминологии, к которой — надо сознаться — мы, русские, до сих пор относились довольно беззаботно, дело нескольких поколений.

Автор.

Петроград, 3/вип 1922.

От редактора.

Покойный Владимир Михайлович Шимкевич за несколько месяцев до смерти сдал в печать I часть своей замечательной книги, снабдив ее при содействии супруги довольно обширными дополнениями, основанными на данных новейшей заграничной и русской литературы. Часть этих дополнений напечатана в виде примечаний во II части «Биологических Основ Зоологии», вышедшей в свет перед самой смертью автора. Хорошо известно, каким знатоком зоологической литературы был В. М. и как он умел вводить в свои сочинения новые фактические данные и теоретические соображения. Но по условиям времени дополнения эти не могли быть вполне исчерпывающими, как это и указывается В. М. во II части его сочинения. В настоящую книгу, начавшуюся печатанием спустя три месяца после смерти автора, редактором не внесено никаких изменений, за исключением нескольких незначительных поправок. Перед сдачей книги в печать В. М. просил меня сделать свои замечания, которые были просмотрены нами совместно. В записке, найденной после смерти В. М., выражалось пожелание, чтобы при печатании книга была прокорректирована мною. С величайшей охотой исполняю это в память дорогого учителя.

М. Римский-Корсаков.

ГЛАВА ПЕРВАЯ.

Организм.

Гипотезы о происхождении организмов на земле. — Химический состав живого вещества. — Условия, при которых возможна жизнь, и приспособления к перенесению изменения этих условий: акклиматизация, спячка, анабиоз, инцистирование. — Клетка, как биологическая единица, и вопрос о жизни вне клетки. — Круговорот веществ; отличие и сходство в строении и функциях животных и растительных организмов. — Механическое и виталистическое понимание жизненных явлений. — Различные функции клетки с точки зрения механического понимания явлений и попытки искусственного воспроизведения физической стороны жизненных явлений в клетке. — Сравнение с явлениями неживой природы.

«Самое загадочное в жизни, это — сама жизнь». Этими словами обрисовывается и задача современной биологии, и ограниченность средств, которыми она располагает для решения этой задачи. Конечно, первой и главной задачей биологии будет раскрытие этой таинственной сущности жизненных явлений, но в то же время мы не можем сказать с уверенностью, что когда-нибудь эта задача будет исчерпана до конца, как, впрочем, не имеем права утверждать и обратное. Правда, не только ограничены покуда средства и орудия нашего исследования, но и те аппараты, которые нам дала природа для такого исследования и которые мы называем органами чувств, оказываются аппаратами и не совершенными, и имеющими лишь определенные районы своего применения, каковыми они, вероятно, навсегда и останутся. Каждому известно, какую громадную роль играет микроскопия в деле решения жизненных проблем. Большинство жизненных процессов носит молекулярный характер. По дифракционной теории Аббе, граница способности изображения обыкновенных микроскопов зависит от длины волны света и лежит около 0,0002 мм, т. е. около 200 микромикронов¹⁾, а при микрофотографировании ультра-фиолетовым светом около 100 μ . Размеры сравнительно простых молекул (водорода, уголекислоты, воды) лежат далеко за этой границей, колеблясь в пределах от 1 до 0,1 μ .

Пределы
видимости.

¹⁾ Для измерения очень малых объектов принимаются единицы: микро, равный $\frac{1}{1000}$ миллиметра и обозначаемый греческой буквой μ , и микромикро, равный $\frac{1}{1.000.000}$ миллиметра и обозначаемый двумя μ .

Самый малый организм, коего очертания доступны нашему наблюдению, будет заключать, по расчету Мэк Кендрика (1901), уже 1250 молекул белка. По вычислению Л. Геррера самый малый из известных нам организмов (*Micrococcus progrediens*), имеющий 0,15 микрона в диаметре, содержит уже около 10.000 молекул белка. Микроорганизм с поперечником в три раза меньшим содержал бы не более 1000 белковых молекул, т.-е. количество, близкое к приведенному выше количеству молекул в наименьшей видимой величине по вычислению Мэк Кендрика. Однако, все сказанное верно лишь по отношению к пределам видимости очертаний того или другого объекта. Но мы знаем, что известным образом освещенные объекты делаются видимыми, будучи значительно меньше указанных пределов. На этом принципе построены изобретенные Зидентопфом и Жигмонди ультрамикроскопы, если еще покуда не позволяющие видеть молекул, то во всяком случае чрезвычайно приблизившие нас к этой возможности.

Граница видимости при помощи ультрамикроскопов значительно дальше, а именно 0,000005 mm, т.-е. 5 микромикрон. В этих пределах лежат размеры некоторых сложных молекул, как растворимого крахмала (5 μ), белка (25 μ), а также не далеки от этих пределов молекулы и более простых тел, как хлороформа (0,8 μ) и даже алкоголя (0,5 μ). В некоторых растворах коллоидальных веществ (см. ниже, стр. 13) удастся обнаружить присутствие частиц, размеров до 1 μ и даже до 0,8 μ . Во всяком случае, эти соображения приводят нас к вопросу, мыслимо ли существование организмов, находящихся за пределами видимости. Действительно, в настоящее время при целом ряде заразных заболеваний (напр., при желтой лихорадке, ящуре, иттичей чуме и др.) допускают существование возбудителей, находящихся за пределами видимости. По Лёффлеру, подобные микроорганизмы, находящиеся в волдырях животных, заболевших ящуром, проникают через поры тончайших фильтров.

Впрочем, этой способностью, по Вильбаху (1916), обладают некоторые микроорганизмы, находящиеся в пределах видимости. Так, возбудитель африканского возвратного тифа (*Spirochaeta duttoni*), будучи снабжен жгутом и имея тонкое, гибкое, спиральное тело, обладает способностью активно пробираться через поры тончайших фильтров.

Однако, есть косвенные соображения, говорящие в пользу того, что для живого организма должен существовать известный минимальный предел. Теоретически, конечно, можно допустить существование организмов с диаметром в 15 раз меньшим, чем вышеупомянутый *Micrococcus progrediens*, т.-е. с диаметром 0,01 μ , и такой организм содержал бы весьма небольшое число молекул белка. Но надо думать, что сложные физиологические процессы, характеризующие живой организм, требуют для своего осуществления известного количества молекул, за пределами которого самые процессы становятся невычислимыми. При исследовании частностей строения микроорганизмов мы, действительно, наталкиваемся на такие структуры, которые находятся за пределами видимости даже при микрофотографировании в ультрафиолетовых лучах, как это допускают, напр., на основании приблизительного расчета, по отношению к возбудителю заболевания шелковичного червя пестрицой (*Nosema bombycis*) и др. (Stempell, 1912).

Я не намерен разбирать здесь чисто философского вопроса о пределах и границах наших познаний, столь талантливо разработанного в свое время братьями Дюбуа Реймон и освещенного с точки зрения современного философского понимания Ферворном (Verwoorn, 1908), а только хотел указать, что часто нам придется довольствоваться гипотезами и догадками там, где читатель жаждет иметь определенный и категорический ответ. Первый вопрос, на который мы наталкиваемся, это — вопрос о происхождении жизни на

Гипотезы о
происхождении
жизни на
земле.

земле, как раз является именно такого характера. Самым естественным и простым с логической точки зрения решением такого вопроса является допущение так называемого первичного или произвольного зарождения, т.-е. возможности случайного сочетания на земле тех химических элементов, из которых составлена протоплазма, или вещество, образующее клетки животных и растений. В древности, да и в позднейшее время, область применения этой гипотезы была довольно широка. Все те организмы, которых процессы размножения были не выяснены, считались происходящими путем первичного зарождения, как бы высоко ни были они организованы. Однако, с XVII столетия эта привилегия остается лишь за внутренностными паразитами, коих происхождение от себе подобных доказано сравнительно недавно. Потом, когда первичное зарождение было изгнано и из этой области, оставались на его долю низшие микроскопические организмы. Знаменитый спор Пастёра (1861) с Пуше, Бастианом и др. привел к упрочению положения Пастёра, а именно, что в жидкости, вполне лишенной спор, цист (см. стр. 23) и т. п. элементов, могущих дать начало новому организму и происшедших, конечно, от такого же организма, в такой обесполенной жидкости организмы никогда не появляются. Это положение исключает, таким образом, возможность первичного зарождения для ныне живущих организмов. Геккель полагал, что первичное зарождение может иметь место на больших глубинах моря, и воскресил гипотезу первичной слизи (Urschleim) немецких натурфилософов, опираясь на наблюдения Томсона и Гёксли относительно существования на дне океанов какой-то загадочной слизи, или батибии (*Bathybius haeckeli*). Но и эта гипотеза оказалась более, чем сомнительной, а Бьюкенен и Мёбиус доказывают, что означенная слизь есть искусственный продукт — осадок гипсовых солей, образующийся от приливания спирта к морской глубинной воде. Приписывавшиеся этой слизи известковые отложения принадлежат мелким организмам из простейших, а именно жгутиконосцам, (Lohmann, 1903) и попали в нее случайно. Итак, все попытки доказать происхождение того или другого ныне живущего организма путем первичного зарождения оканчивались неудачей. Впрочем, надо отметить, что теперь возможна несколько иная постановка вопроса: многие современные биологи полагают, что простейший организм, представляющий собой одну клетку, и каждая клетка вообще все-таки не есть конечная биологическая единица, а они составлены из массы мельчайших отдельностей, называемых то физиологическими единицами (Спенсер), то биобластами (Альтман), то биофорами (Вейсман), то идиобластами (Гертвиг), то плазомами (Визнер), то физодами (Крато), то протомерами (Гейденгайн) и т. д. Мы не знаем покуда, могут ли эти единицы существовать вне клетки самостоятельно, и не знаем также, могут ли они происходить путем первичного зарождения, или нет.

Были попытки обойти гипотезу первичного зарождения. Так, Прейер (1880) делает обратное допущение, т.-е. допущение происхождения неорганизованной, мертвой материи из организованной, живой. Земля сама по себе есть гигантский организм, жизнь которого выражается в движении

составляющих ее материальных частиц. При постепенном охлаждении земли последовательно оседали различные вещества, начиная с тяжелых металлов, и исключались из жизненного круговорота, тогда как жизненные явления удержались лишь в небольшой группе веществ, составляющих протоплазму. Однако, как справедливо замечает Ферворн, эта гипотеза, при всем ее кажущемся отличии от гипотезы первичного зарождения, на самом деле тождественна с нею.

Что в обще-философском смысле жизнь есть движение — это так, но ведь под жизнью физиолог понимает ряд определенных процессов, при чем самый характерный из них, это — процесс обмена веществ. Элементы, входящие в состав протоплазмы, сохраняют весьма определенное отношение, что и выражается в постоянстве ее химического состава. Но молекулярный состав каждого живущего организма постоянно изменяется: одни молекулы разрушаются, и продукты разрушения выделяются организмом, другие — создаются из воспринимаемой пищи. Такой процесс называется обменом веществ, и все остальные жизненные явления, как-то: движение, чувствительность, размножение, являются с ним тесно связанными. Когда возник этот процесс на земле, тогда, следовательно, возникла жизнь на ней. Очевидно, что при первоначальной высокой температуре земного шара не могло возникнуть подобного процесса, ибо вещества, на которые он распространяется, не могут существовать при этой температуре. Таким образом, и с точки зрения Прейера важно определить, когда при охлаждении земли стал возможен и возник процесс обмена веществ. Но допущение первичного зарождения покуда является единственным ответом на этот вопрос. С той или с другой стороны мы будем к нему подходить — мы все равно приходим к неизбежности такого допущения, и оттого, что мы придадим понятию о жизни более широкое и философское значение, как делает это Прейер, физиологический вопрос не подвинется ни на шаг.

Еще ранее, сначала Рихтер и Томсон, а потом Гельмгольц (1884) полагали возможным допустить занесение живых существ на землю вместе с метеорами из межпланетного пространства. Конечно, мы не можем отрицать возможности существования жизни на других планетах солнечной системы, хотя и не имеем точных доказательств этого. Спектрограммы Урана и Нептуна, опубликованные Слайфером, толкуются ботаниками различно. Бейеринк и Тимирязев отмечают присутствие абсорбционной полосы хлорофилла — вещества, вырабатываемого только растениями, но другими ботаниками самое существование означенной абсорбционной полосы на спектрограммах Слайфера считается недостоверным (Арциховский, 1912). Во всяком случае в такой форме допущение Гельмгольца несколько не решало вопроса о происхождении живых существ, а только переносило место их возникновения с земли на другую планету. Иную постановку этому предположению придал Аррениус (1907), связавший ее с идеей вечности живого вещества.

Высказанная Монтиво и развиваемая Аррениусом гипотеза «панспермии» исходит из предположения о существовании в мировом пространстве зародышей настолько малых, что они находятся уже за пределами видимости

и могут быть переносимы давлением, оказываемым, по Максвеллу и Лебедеву, солнечными лучами на мельчайшие частицы материи, с страшной быстротой. Скорость эта настолько велика, что путь этих зародышей с одной планеты нашей солнечной системы на другую измеряется днями и месяцами, но для того, чтобы долететь до нашей солнечной системы от ближайшей другой системы (α Центавра) им надо уже 9.000 лет. Цифра эта не смущает защитников этой гипотезы, указывающих, что при низкой температуре низшие организмы сохраняют жизнеспособность тысячелетиями, как это наблюдалось в бактериях, найденных в хоботе мамонта, сохранившегося во льдах Сибири. Температура межзвездного пространства (-220°) тоже, как увидим ниже, может быть переносима спорами бактерий, а равно бактерии, оставаясь месяцами в абсолютно сухой атмосфере, семена же растений — годами в безвоздушном пространстве круковой трубки, сохраняют жизнеспособность. Гипотеза Аррениуса обходит многие трудности этого начинающего казаться неразрешимым вопроса, но все-таки, мне кажется, она стоит в несомненном противоречии с идеей постепенного развития, или эволюции, — идеей, которая не только упрочилась в биологии, но проникает, повидимому, и в область химии. С точки зрения Аррениуса мы должны допустить, что столь сложное вещество, как протоплазма, из которой построены все живые организмы, существовало предвечно, а не возникло путем комбинации более простых веществ, как предположил бы химик-эволюционист, допускающий даже и эволюцию химических элементов. Таким образом, все попытки гипотетического решения этого вопроса величайшей важности встречают почти непреодолимые затруднения. Мы, однако, можем сказать, что, если первичное зарождение имело место на земле, то это произошло раз в определенную геологическую эпоху. Все существующие организмы, несмотря на все их разнообразие и на всю неполноту наших знаний об их ископаемых предках, все-таки представляют ветви одного гигантского генеалогического дерева, начинающегося одним общим корнем. Повторное возникновение жизни на земле привело бы, конечно, к образованию не одного, а нескольких таких генеалогических деревьев. Как бы ни были незыблемы законы, по которым происходит эволюция живого вещества, все же живой организм, в силу тех же законов, на различные жизненные условия реагирует различными изменениями, а условия эти в различные геологические эпохи были, естественно, далеко не одинаковы. Итак, несмотря на отрицательные результаты опытов относительно самозарождения ныне живущих организмов, биологи все-таки логически должны допустить, что подобный процесс имел когда-то место на земле или на другой какой-нибудь планете.

Что же представляет собой эта протоплазма, без которой немыслима самая жизнь?

Протоплазма представляет собой с химической точки зрения смесь белковых веществ, или протеинов, принадлежащих к числу коллоидов, т. е. веществ, которые неспособны, говоря вообще, кристаллизоваться и диффундировать через животные перепонки и обладают способностью свертываться при нагревании и действии многих реактивов. В состав протоплазмы

Химический состав живого вещества.

входят: углерод, азот, кислород, водород, а также сера, фосфор, хлор, калий, кальций, марганец, железо и, может быть, кремний и фтор. Эти элементы можно назвать, вместе с Геррера, биогенными. Главнейшими элементами, конечно, являются углерод, азот, кислород, водород и сера, а также фосфор и железо. Это сочетание имеет особое значение, придавая протоплазме крайнюю молекулярную подвижность, столь выгодную для обмена веществ, и в то же время делая возможным весьма сложные соединения, обладающие большой механической устойчивостью. Молекулярная подвижность создает возможность быстрого образования продуктов выделения при распадении тканей, а молекулярная сложность деятельной части протоплазмы не позволяет ей диффундировать вместе с выделениями и удаляться из тканей организма. Не вдаваясь в детальное рассмотрение разнообразных, но очень мало изученных белковых веществ, отметим, что более важную роль, чем настоящие протеины (альбумин, глобулин), играют в составе клетки содержащие фосфор протеиды (нуклеин и др.).

Формула альбумина, по Шюценбергеру, такая: $C_{60}H_{100}N_{16}O_{20}$. Но эта формула, конечно, вовсе не выражает сущности отношений этих элементов в молекуле альбумина. Химики теперь приходят к убеждению, что молекула белковая представляет чрезвычайно сложное строение, и что в состав ее входят атомные группы как жирного, так и ароматического ряда.

Процессы, происходящие при умирании протоплазмы, весьма сходны с теми, которые наблюдаются в ней при свертывании, но чрезвычайно важный вопрос возникает, существует ли различие в химическом составе живой и мертвой протоплазмы? На вопрос этот, по самой его сущности, можно ожидать лишь гипотетического ответа, и было высказано предположение, что это отличие лишь качественное, а не количественное, т. е., выражаясь языком химиков, живая протоплазма является лишь изомером мертвой (Pflüger, 1875). Как элементы, входящие в состав живой и мертвой протоплазмы, являются теми же самыми, так и количественное отношение их то же самое, но расположение и взаимное отношение атомов, образующих молекулу живой протоплазмы, иное, чем в молекуле мертвой протоплазмы. Тела, представляющие такое отношение, относятся к числу изомерных. Указывалось при этом, что в то время как мертвый белок может в течение нескольких лет оставаться неизменным и совершенно индифферентно относиться к кислороду, живая протоплазма, наоборот, крайне непостоянна и отличается жаждою к кислороду. Для того, чтобы связать происходящие жизненные явления с строением самой протоплазмы, было предложено несколько гипотез. Ферворн (Verworn, 1903) разработал гипотезу, представляющую развитие идей, высказанных еще Пфлюгером (1875), и получившую название биогенной.

Гипотеза эта построена на допущении, с одной стороны, чрезвычайной нестойкости и распада молекул белкового вещества, а с другой стороны — их способности к пополнению убыли. Процессы эти происходят путем расщепления сложных (полимерных) молекул на простые и осложнения (полимеризации) этих простых молекул вновь. Носителем жизненных свойств является, по Ферворну, не вся протоплазма, а находящееся в ней гипотетическое вещество — биоген, обладающее чрезвычайным сродством к кислороду. Это сродство с кислородом является причиной нестойкости биогенной молекулы, а процесс окисления обуславливает явления движения и раздражимости вообще. По мере распада биоген восстанавливается в протоплазме вышеуказанным путем. Не входя в частности этой гипотезы, отметим выразившуюся в ней тенденцию к разделению протоплазмы на два элемента: активной — биоген и пассивной — прочая протоплазма. Некоторые идут еще далее

и полагают, что белковые вещества сами по себе представляют инертный и безжизненный субстрат, который вовлекается в жизненный процесс лишь вследствие присутствия в протоплазме — обыкновенно в ничтожном количестве — особых стимулирующих веществ (см. ниже о ферментации). Действительно, как увидим ниже, в настоящее время можно считать доказанным, что неживой белок, в присутствии таких стимулирующих веществ, так же способен к окислению, иначе говоря, к дыханию, как и живой. Весьма важно отметить еще одну особенность белковых веществ, при расщеплении распадающихся обыкновенно на аминокислоты. По расчету Абдергальдена (Abderhalden, 1914) около двадцати известных в настоящее время аминокислот, могут дать почти $2\frac{1}{2}$ квинтильона (2, 432. 902. 008. 176. 640. 000) изомерных соединений. Это значит, что мы можем допустить для протоплазмы каждого рода клеток, входящих в состав тела многоклеточных животных, свой особый химический состав. А если принять во внимание, что каждая аминокислота может войти в состав белковой молекулы не один раз, а два, три и более, что протоплазма клетки представляет смесь нескольких белковых веществ, то число различных по составу комбинаций, могущих осуществиться в природе, при формировании протоплазмы, бесконечно. Мы могли бы допустить, что не только отлична химическая природа протоплазмы различных клеток, но и сверх того, что и протоплазмы одинаковых клеток различаются по своей химической природе у каждого вида и даже у каждого индивида. Иначе говоря, представляется возможным все наблюдаемое нами в природе разнообразие форм свести к различию в химическом составе.

Мы указали выше на характерную черту живого вещества — постоянный обмен его молекул на новые. В чем же состоит этот обмен? С одной стороны, каждый организм нуждается в пище, которую он путем сложных превращений уподобляет составным частям своего тела, или, как принято выражаться, ассимилирует. Без пищи не мыслим никакой обмен, никакая жизнь. Гербст (Herbst, 1897) произвел целый ряд поучительных опытов относительно роли составных частей морской воды при развитии морских животных, заставляя яйца морских ежей развиваться в искусственной морской воде, составленной из тех же элементов, как и нормальная, но за исключением какого-нибудь одного из них. Таким образом, ему удалось определить, какие элементы морской воды необходимы для нормального развития. К числу необходимых принадлежат: фосфор, сера, хлор, натрий, калий, магний, кальций, при чем оказалось, что последний может восприниматься не только в виде углекислых, но и других растворимых соединений. Впрочем, фосфор и железо не являются, по видимому, безусловно необходимыми (Herbst, 1898). Если сравним потребности яиц морского ежа с таковыми прорастающего растения, то окажется, что первые требуют присутствия двух лишних элементов: хлора и натрия. Но, конечно, если бы речь шла о развитии и продолжительности жизни какого-нибудь другого животного или растения, то элементы могли бы быть иными. Животные с кремневым скелетом, как губки и радиоларии, нуждаются, очевидно, в присутствии кремнекислых соединений. Животные, в состав крови которых входит железо или медь (последняя у ракообразных), нуждаются для своего развития в присутствии этих металлов. Целым рядом тщательных опытов Гербсту удалось определить, наличие каких веществ нужна для развития тех или других органов зародыша (Herbst, 1904).

Условия, при
которых воз-
можна жизнь.

Следует отметить при этом, что развивающиеся яйца и зародыши морских ежей воспринимают необходимые вещества еще тогда, когда у них

нет развитых органов пищеварения, а следовательно клетки их тела обладают способностью воспринимать вещества, растворенные в морской воде. Впрочем, по мнению некоторых (Pütter, 1907), многие животные и во взрослом состоянии могут воспринимать вещества, растворенные в морской воде, не только через стенки кишечника, но через жабры, покровы и другие органы, омываемые водой.

Но, кроме пищи, для жизни каждого организма необходим кислород. Только благодаря соединению некоторых составных частей тела животного или растения с кислородом и совершается процесс обмена, результатом которого являются продукты окисления, удаляемые из организма в виде угольной кислоты, мочеислых и других соединений. Отсюда понятно, что кислород так же нужен для поддержания жизни, как и пища, и процесс его восприятия и составляет сущность дыхания. Все исключения из этого правила являются лишь кажущимися. Некоторые бактерии и дрожжевые грибки могут жить при полном отсутствии атмосферного кислорода, и для них его присутствие даже губительно, почему эти организмы и получили название анаэробных. Но зато они берут кислород из той среды, в которой живут, и действуют на нее раскисляющим образом, видоизменяя ее химически. Относительно инфузорий, живущих в кишечнике копытных, известно, что они могут довольствоваться ничтожным % содержанием кислорода, и что при свободном доступе кислорода воздуха они погибают (Кулагин, 1901).. Некоторые высоко организованные животные, как глисты, в опытах Бунге, повторенных Вейнландом (Weinland, 1904), жили подолгу в растворе поваренной соли, лишенном кислорода, и даже без кислорода жили дольше, чем в том же растворе при пропускании через него кислорода. Такая особенность паразитов, вероятно, является приспособлением к жизни в кишечном канале других животных, где паразиты могут найти лишь ничтожное количество свободного кислорода. Впрочем, в опытах Бунге жили в бескислородной среде по нескольку дней и другие животные, как пиявки, к которым это соображение неприменимо. Даже столь высокоорганизованное животное, как лягушка, в опытах Пфлюгера, продолжала жить в атмосфере азота в течение 25 часов, оставаясь неподвижной, но, будучи перенесена в атмосферу кислорода или на воздух, приобретала снова способность движения и раздражимость вообще. Во всех этих случаях животное жило, пользуясь или тем ничтожным количеством кислорода, которое все-таки было в окружающей среде, или же потребляло кислород тканей своего тела.

Затем, так как все процессы обмена построены на ряде химических реакций, возможных только тогда, когда реагирующие вещества находятся в жидком виде, то отсюда, естественно, вытекает необходимость для жизни воды. Отсюда мы видим у животных и растений целый ряд приспособлений для перенесения засухи. Некоторые растения, живущие в сухих пустынных местностях, обладают плотным покровом, укороченными ветвями, маленькими твердыми листьями и поэтому даже производят впечатление полусухих. Действительно, они существуют при очень малом приходе и расходе воды, вследствие чего содержащийся в их клетках сок сильно концентрирован,

а внутриклеточное осмотическое давление весьма высоко. Другие растения пустыни, как общеизвестные кактусы, наоборот, обладают мясистыми стеблями, при чем ткань их сердцевины и коры обладает способностью задерживать воду, а имеющийся иногда на поверхности восковидный слой предохраняет их от излишнего испарения ее. Эти растения характеризуются клеточным соком не особенно высокой концентрации, и осмотическое давление внутри их клеток сравнительно не высоко, но при высыхании концентрация и давление могут значительно увеличиваться. Наконец, в самом клеточном соку могут содержаться вещества, напр., из группы так называемых растительных слизей, с сильной водопоглощающей способностью. Благодаря таким приспособлениям, некоторые растения, как напр., кактусы *Opuntia*, могут оставаться без воды два — три года. Некоторые моллюски могут чрезвычайно плотно закрывать свою раковину особой крышечкой и в таком состоянии оставаться по нескольку лет (напр., в течение четырех лет). Многие простейшие и, отчасти, высшие животные обладают способностью выделять оболочку, предохраняющую их от высыхания в течение нескольких лет (см. инцистирование на стр. 23) и т. п.

Если питание есть неизбежное условие жизни, то таким же является и удаление продуктов окисления из тканей организма. Накопление их в тканях ведет за собой также остановку жизненных отправлений. Продукты эти обыкновенно удаляются из организма в газообразном виде путем дыхания, а в жидком — при помощи особой выделительной системы, но могут также концентрироваться и откладываться в определенных частях самого организма в виде различного рода кристаллических, пигментных и других скоплений. Накопление вредно действующих выделений в воде, в которой содержатся инфузории, влияет замедляющим образом на их размножение (Woodruff, 1911) и т. д.

Посмотрим теперь, каковы тепловые условия, необходимые для существования организмов. Для каждого физиологического процесса существует, конечно, свой максимальный и свой минимальный предел, за коими этот процесс уже останавливается, а равно существует и наиболее благоприятная температура, или *optimum*. Для большинства процессов пределы эти заключаются между 0° и 50°. При 53° — 56° белки свертываются, и, если только организм не защищен предохранительными оболочками, жизнь должна остановиться, но протоплазма, высушенная и лишенная значительной части воды, свертывается при гораздо более высокой температуре. Так, обезвоженный белок куриного яйца свертывается лишь при 160° — 170°. Некоторые бактерии могут выносить повышение до 70°, а споры иных бактерий до 130° и даже до 140°; дрожжевые грибки до 53°, а в высушенном состоянии до 120° некоторые водоросли, живущие в теплых источниках Искни, по первоначальным сведениям Эренберга, могут переносить 81° — 85°, но поверочные опыты Гоппе-Зейлера показали, что в парах воды они переносят 67°, а в воде лишь 53°, а по позднейшим наблюдениям Циклинской водоросли эти могут произрастать между 43° и 70° и даже потеряли способность развиваться при более низкой температуре. Амебы и инфузории переносят 40° — 45°;

другие беспозвоночные 38° — 48° , но моллюски теплых ключей Исландии 50° и высохшие коловоротки и тихоходки 98° , а по другим данным в безвоздушном пространстве даже до 140° (Dayège, 1892); рыбы 27° — 38° ; лягушки 50° — 56° .

Пикте (Pictet, 1893) произвел ряд опытов над минимальными температурами. Рыбы замерзали в компактную хрупкую массу и оживали, но ниже -20° С. не переносили. Лягушки переносили до -28° и гибли при -30° и -35° , но отдельные ткани лягушки, напр., клетки мерцательного эпителия леба, оживали и после -90° . Рачки (Asellus) выносили -40° и -50° и погибали при -90° . Садовые улитки в течение нескольких дней переносили температуру -110° и -120° , но та, у которой была трещина в крышечке, закрывающей раковину, погибла. Птичьи яйца выдерживают -1° и при -2° и -3° погибают, но яйца лягушки выдержали -60° и не погибли. Куколки муравьев погибают при 0° или -5° , смотря по стадиям. Яйца шелковичной бабочки (грена) выносили -40° . Гораздо более низкую температуру переносили некоторые низшие беспозвоночные, хотя, говоря вообще, живущие в воде беспозвоночные переносят сравнительно небольшое понижение температуры, приблизительно соответствующее наблюдаемому и в естественных условиях (Korschelt, 1914). Однако, инфузории и коловоротки переносили -60° без вреда, и большинство погибало при -80° или -90° , а при -150° Пикте находил их трупы. Сухие споры, сухие водоросли (диатомовые), бактерии, т.е. более или менее защищенные оболочками организмы, выдерживали -200° без вреда. В опытах Дюара некоторые бактерии находились в течение сотен часов в жидком воздухе (коего температура варьирует около -183° — -184°), и оставались живыми, а семена некоторых растений, после пребывания в течение шести часов в жидком водороде (коего температура -253° , т.е. на 20° менее абсолютного нуля или -273°), не теряли способности к прорастанию. Точно так же в опытах Беккереля некоторые бактерии и их споры переносили в безвоздушном пространстве тоже -253° .

Замечательная зависимость жизни от некоторых температурных условий обнаружена Бахметьевым (1889, 1901 и 1907) на насекомых. Соки насекомого вне его тела замерзают при -1° или $-1,5^{\circ}$, но в теле насекомого они могут переохлаждаться, не замерзая, до -10° и -20° , как переохлаждается вода, покрытая слоем масла до -20° , не замерзая при этом. Затем, как при замерзании переохлажденной воды температура ее поднимается до 0° , так и при наступающем замерзании соков насекомого его температура поднимается до $-1,2^{\circ}$. При дальнейшем действии холода температура насекомого снова падает и происходит медленное замерзание соков. Если это падение переступит ту границу, до которой падала температура соков насекомого при переохлаждении, т.е. -10° или -20° и замерзание станет полным, то тогда насекомое погибает. Вероятно, подобная законность имеет место и в других случаях. Явление переохлаждения наблюдается и у растений. Изучение причин гибели замерзающих растений показало, что таковой является образование льда в межклеточных пространствах, сопровождаю-

щееся извлечением воды из клеток и свертыванием белка. Состояние заморозания насекомых получило и практическое применение. В Америке божьих коровок для борьбы с тлями собирают зимой под мхом, и они перевозятся в сонном состоянии. К замораживанию и оживанию оказались способными летучие мыши, каковая особенность несомненно стоит в связи с их способностью к зимней спячке (см. ниже стр. 21). Они выдерживают температуру до -7° , при чем сердце затвердевает и не бьется, а при отогревании начинает сокращаться, и животное оживает. Оживают при этом и мужские оплодотворяющие элементы или живчики. Но при понижении температуры тела до -9° оживание делается уже невозможным (Бахметьев, 1912).

Что касается до условий давления, то организмы переносят довольно легко повышенное давление, впадая, однако, в оцепенение или, точнее, коматозное состояние, а при уменьшении давления — приходя снова в нормальное состояние. Многие морские животные свободно выносили давление в 400 атмосфер, а при давлении свыше этого впадали в коматозное состояние. Другие животные выносили давление до 1000 атмосфер. Во всяком случае, так как море обитаемо почти во всех своих глубинах, и были находимы животные на глубине более 8,000 метров, то, следовательно, некоторые организмы могут существовать при давлении в 800 атмосфер. Несомненно, что различные животные относятся к условиям давления различно, и глубоководные формы переносят гораздо большее давление без нарушения нормальных функций. Деятельность гнилостных бактерий приостанавливается при давлении в 600 — 700 атмосфер, и на глубине, соответствующей этому давлению, трупы животных не гниют.

По отношению к условиям давления в воздушной среде громадную роль играет парциальное давление отдельных газов, в частности кислорода. В атмосфере чистого кислорода в опытах Поля Бэра (1873) животное умирало при давлении 3 атмосфер, а в воздухе — оно переносило давление от 250 м. ртутного столба до 15 атмосфер. Что касается до понижения давления, то сильное понижение невозможно уже потому, что при этом жидкие составные части животного организма делаются газообразными, а в опытах над животными, живущими в воде, мы будем иметь дело со сложными условиями изменения парциального давления газов, находящихся в воде, как кислород, угольная кислота и азот, так как степень растворимости этих газов в воде при различном давлении различна. Поэтому эти опыты и не дают прямого ответа на вопрос о пределах минимального давления.

Впрочем, границы и пределы во всех рассматриваемых нами случаях нельзя считать за нечто постоянное и определенное. Приучая организм постепенно, мы можем расширить эти пределы, так сказать, акклиматизировать организм. В этом отношении сделан ряд опытов. Обыкновенно указывают на опыты Дэллингера (Dallinger, 1880), который, экспериментировавший над некоторыми простейшими, именно жгутиконосцами, приучил их постепенно к температуре в 70° . Возможно приучить пресноводных инфузорий (Jasuda, 1897), пресноводных рачков (дафний) к соленой воде. Над последними были произведены опыты Поль Бэром, и третье поколение дафний при

Акклиматизация.

этом уже утратило способность жить в чистой воде. Некоторые инфузории живут и размножаются в довольно густых растворах сахара (Jasuda, 1897; Л. Шимкевич, 1920).

Не лишены интереса попытки приучения простейших к ядам (Davenport; Neal, 1896; Balbiani, 1898).

Вопреки прежним утверждениям (Daniel, 1909) относительно губельности алкоголя для инфузорий даже в ничтожных дозах, Л. Шимкевич удалось постепенно довести инфузорий туфельек (*Paramecium caudatum*) и др. до того, что они переносят алкоголь приблизительно в 10% и больше и размножались в нем. После каждого резкого усиления концентрации раствора большинство погибало, но часть переживала и размножалась. Несколько иное явление, напоминающее последствия прививки (иммунизация) у высших животных, наблюдается при содержании туфельки в никотине. Если инфузорий, подвергшихся вследствие этого очень сильной вакуолистой дегенерации, перенести в чистую воду, то они оправляются и уже получают способность безболезненно жить в растворах никотина даже в несколько большей концентрации, чем первоначальный (но неопубликованным наблюдениям Л. Шимкевич). Эрлих при своих исследованиях заметил, что паразитирующие в крови мышей жгутиконосцы (*p.p. Trypanosoma* и *Spirochaeta*) получали способность жить в крови, содержащей значительную примесь мышьяковых соединений, и способность эта сохранилась даже и у потомства, жившего уже в нормальной крови целого ряда особей. Точно так же Иоллосу (Iollos, 1912) удавалось иногда приучать инфузорий (*Paramecium*) к 3% и даже 5%-мышьяковым растворам, но при перенесении в нормальные условия способность эта ослабевала и через 10½ месяцев исчезала совсем. Вообще, когда опыт распространяется на несколько поколений, то совершенно сходный результат может получиться двумя различными путями: в одном случае может иметь место действительное приучение особей данной культуры, т.е. настоящая акклиматизация, и в другом — путем переживания наиболее стойких в данном отношении особей, т.е. отбора, может выработаться новая раса. К этому вопросу мы еще вернемся (см. главу IX). Надо помнить и то, что самое понятие о ядовитости условно: некоторые заведомо ядовитые вещества в минимальных дозах действуют не только не угнетающе на жизненные процессы, но даже стимулируют их, как, напр., ничтожные дозы сулемы благоприятно влияют на дрожжевые грибки и ускоряют процесс брожения. Для инфузории трубочка (*Stentor*) мышьяковистый ангидрид в пропорции 1:100.000 губелен, а в пропорции 1:10.000.000 представляет наилучшую среду (*optimum*) (Sand, 1901). С этими явлениями не должно быть смешиваемо другое, когда животное или его яйца, благодаря слабой проницаемости своих покровов, могут жить и развиваться в ядовитой среде: так, яйца мухи *Drosophila rubrostrata* развиваются и дают личинок и взрослых особей в формалине (P. Schultze, 1912), а другие виды этого рода могут откладывать яйца в пиве, уксусе и т. п. Личинки мясной мухи (*Calliphora vomitoria*) живут в 2%-растворе хромовой кислоты. В калифорнийском озере Оуэна (Owens Lake), где на 100 литров воды содержится 6360 граммов, т.е. 6,3% солей, водятся и ракообразные (из *Copepoda*), и инфузории, и водоросли, а личинки мухи *Ephydra alcalina* встречаются такими массами, что пидейцы вылавливают их корзинами и скупают, как пищевой запас (Loew, 1877). Вообще же личинки мух, некоторые ракообразные и др. могут жить даже в таких водоемах, которые служат для добывания испаривания соли, и которых концентрация весьма высока. Большой сопротивляемостью обладают круглые черви (*Nematodes*) и их яйца. Яйца аскарид, напр., благодаря непроницаемости их оболочек, выдерживают пребывание в концентрированном растворе сулемы или медного купороса в течение трех месяцев и в крепкой азотной кислоте около пяти дней (Завадовский, 1914). Выработалась целая фауна, преимущественно, летающих насекомых и пауков, появляющихся зимой на снегу или на льду глетчеров. К числу таких насекомых принадлежит бескрылый комар *Chionea*, ледничник *Boreus* с рудиментарными крыльями, вилхвостки или так называемые ледниковые блохи (*Collembola*) и др. (Римский-Корсаков, 1922).

Таковы условия, при которых возможна жизнь. Но если эти условия являются необходимыми для жизни, говоря вообще, то все-таки возможен перерыв в наличии того или другого условия, иногда весьма продолжительный. Многие животные выработали такие приспособления в своих отправлениях, что они могут иногда весьма долгое время оставаться без пищи, воды, кислорода, переносить очень высокие или очень низкие температуры и т. п.

Весьма распространенное явление есть спячка или замедление и ослабление всех функций организма, наступающие или в холодное время года, как это имеет место в большинстве случаев в нашем климате, или в сухое время, как это имеет место в жарком, а иногда тоже и в умеренном климате; так, рапсовый листоед (*Entomoscelis adonidis*) на лето закапывается в землю и впадает в спячку до осени. Степень глубины этого сна различна у различных животных: одни часто просыпаются, другие редко, а многие беспозвоночные, вероятно, не просыпаются вовсе за весь период спячки. Различна и относительная продолжительность спячки: у одного из средневропейских жуков (*Phytodecta viminalis*) только что вышедшая из куколок молодежь впадает на десять месяцев в спячку, после которой приступает к размножению и погибает (Kolbe, 1896), так что громадная часть жизненного цикла этих жуков, длящегося около года, проходит в спячке. В других случаях период спячки является весьма кратковременным по сравнению со всем жизненным циклом животного.

Спячка.

Особенно обстоятельные исследования были произведены над спячкой альпийского сурка (*Arctomys marmotta*) Дюбуа (Dubois, 1895 и 1896). Сурок постепенно от обычного сна переходит к спячке последовательным удлинением периодов сна и укорочением периодов бодрствования и также постепенно переходит от спячки к нормальному периодическому сну. Но во время спячки он просыпается после 3—4 недель часов на 12 или даже на 24 для извержения кала и мочи. Выделение пищеварительных соков, самое пищеварение, а вероятно и всасывание в кишках во время спячки продолжают, но крайне замедлены. Сердечные сокращения медленны, слабы и обыкновенно совпадают с дыхательными, число которых падает до 15 в час. Кровь сгущается вследствие удаления воды в виде мочи и испарений. Энергия дыхательного процесса ослабевает, и во время спячки сурок потребляет лишь $\frac{1}{30}$ или даже $\frac{1}{40}$ того количества кислорода, которое потребляется бодрствующим животным. Выделение угольной кислоты еще более падает. Температура тела падает до 4,6° (вместо 37,5°)¹⁾. Все функции настолько ослаблены, что за 160 дней спячки сурок теряет в весе столько, сколько голодающий, но бодрствующий сурок потеряет в 12 дней. Самая спячка, по мнению Дюбуа, носит характер наркотизирования под влиянием накапливающейся в крови угольной кислоты и может быть вызвана

¹⁾ У других млекопитающих температура тела во время спячки несколько выше (у садовой соня 9,25°, у ежа 5,6°), у других ниже (у летучей мыши 2,25°; у соня 2,0°), но вообще она не высока.

всегда искусственно, если заставить дышать кислородом с значительной примесью этого газа. Самое пробуждение сурка. Расмуссен (1916) объясняет тем, что накопление угольной кислоты в крови животного, находящегося в спячке, действует возбуждающе на дыхательный центр в мозгу, а усиленное дыхание ведет к пробуждению.

Замечательно, что спячка притом сопровождается более или менее глубоким временным разрушением некоторых частей органов. Так, разрушается часть клеток покровов и кожных желез, а также и многих внутренних органов (Monti, 1905).

Вообще же говоря, спячка может наступать при различных условиях. Так, описаны случаи, когда при исключительных засухах окуни, щуки и др. рыбы зарывались в иле и иногда после многих лет появлялись вновь с появлением воды в водоеме. То же наблюдалось при промерзании водоемов. Один рачек (*Naupacticus fulvus*), живущий в приморских лужах и болотах, впадает в спячку как при опреснении обитаемых водоемов, так и при усилении концентрации находящейся в них воды в зависимости от испарения. В опресненной воде рачек потом сам собой возвращается к нормальному состоянию, а из концентрированного раствора он должен для этого попасть в более слабый (Issel, 1912). Возможно ли и этот стимул, состоящий, очевидно, то в насыщении водой ткани организма, то в обезвоживании их, свести в конце концов к наркотизированию угольной кислотой — без специального исследования решить нельзя.

Анабиоз.

Другое явление того же порядка — анабиоз. Это — способность некоторых животных, как коловраток и угриц из червей, тардиград, некоторых мелких ракообразных из членистоногих, а также инфузорий, корненожек и бактерий, к засыханию и оживлению при смачивании, или анабиозу, как Прейер (1880) назвал открытое еще Левенгуком (1719) явление. Впрочем под именем анабиоза теперь разумеют всякое возвращение к жизни ¹⁾, напр., после замерзания и других неблагоприятных условий.

Тардиграды являются довольно высоко организованными животными, а при высыхании сжимаются, покровы их делаются морщинистыми, а самое животное едва отличимо от песчинки. Мы видели, что в таком состоянии эти животные могут переносить довольно высокую температуру, но на высохших коловраток высокая температура, как и влажность, действует губительно (Jacobs, 1909).

При погружении в воду такие животные опять оживают, при чем, если высыхание было очень сильным, то и в воде они остаются 3—4 недели в состоянии кажущейся смерти. Коловратки и тардиграды, живущие только в воде, не обладают этой способностью, но она присуща формам, живущим во влажных местах, во мху и т. п. (Plate, 1888). Исследование морских осадков, взятых как с большой глубины, так и с мелких мест, показало, что они не содержат способного к высыханию и анабиозу населения, но зато

¹⁾ Анабиоз — буквально оживание, а не безжизненное состояние, как иногда неправильно понимается этот термин.

осадки соленых озер имеют его в изобилии (Certes, 1903). У тардиграда чем продолжительнее был период пребывания в сухом виде, тем медленнее идет оживление (Шульц и Зинголь, 1915), и тем меньший % оживает при смачивании. После тридцатимесячного высушивания из 50 экземпляров *Macrobiotus conifer* не ожил ни один (Richters, 1905). Но у других животных, особенно у низших, способность к оживанию сохраняется в течение 5—10 лет у инфузории *Colpoda cucullus* в течение 13, а у бактерий в течение 30 лет, (Certes, 1903). В бескислородной среде оживания не происходит (Шульц и Зинголь, 1915). Наблюдения над коловратками (Jacobs, 1909) приводят к заключению, что высыхание вовсе не является абсолютным, и что, хотя органы животного не функционируют, но обмен веществ в теле продолжается. Окружающее животное слизь и верхние слои кожи, затвердевающие ранее в его при высыхании, вероятно, играют роль оболочек, защищающих более глубоколежащие органы от полного высыхания.

У простейших животных при неблагоприятных условиях, как температурных, так при высыхании и недостаточном питании, наступает обыкновенно так называемое инцистирование, встречающееся весьма редко у морских простейших и весьма часто у пресноводных: животное стягивает реснички, жгуты, если они у него были, и выделяет на поверхности несколько слоев оболочек, состоящих из более твердых органических веществ, как хитин, клетчатка, а иногда с отложениями кремнезема. В таком виде простейшее может оставаться в течение десяти и более лет и потом с наступлением благоприятных условий оставить цисту, восстановить все свои части и начать жить ¹⁾. Инцистирование может неоднократно повторяться и притом в течение ряда лет. Но обмен веществ при инцистировании все-таки не останавливается, а только замедляется. В теле простейших часто встречаются периодически сокращающиеся пространства, которые то наполняются жидкостью, то опорожняются наружу, выводя воду из тела простейших, а вместе с водой и углекислоту и даже мочевины, а может быть, другие растворимые в воде выделения. Одним словом, эти сократимые пузырьки, или вакуолы, как их называют, являются и дыхательными, и выделительными органами в одно и то же время. Деятельность этих вакуол продолжается и в то время, когда простейшее инцистировано, и выделяемая вода накапливается между цистой и телом животного, что указывает на продолжающийся обмен веществ. У некоторых круглых червей плотный (хитиновый) покров подвергается по мере роста молодого животного смене и замене новым, под ним образующимся, т.е. такой же линьке, как у пауков, у раков и др. Некоторые из этих червей также обладают способностью инцистироваться, и при этом сброшенный покров играет роль цисты (Maupas, 1896). Инцистирование с образованием цисты из выделяемой кожными железами слизи наблюдалось среди червей у турбеллярий (Child, 1913), у немертин, как морских (*Lineus ruber*) (Nusbaum и. Oхner, 1910), так

Инцистирование.

¹⁾ Кроме этих цист, носящих защитный характер, простейшие могут выделять цисты на время размножения и даже на время переваривания пищи.

и пресноводных (Rimsky - Korsakow, 1910; Hallez, 1910) и многих малощетинковых червей (Oligochaeta), как у водных, так и наземных (Mrázek, 1913; Korschelt, 1914). Из числа последних обыкновенный дождевой червь при высыхании свертывается и образует из слизи и земли предохранительную капсулу. Выделение кожными железами цисты на время зимовки описывается также и для веслоногих ракообразных (Copepoda), а именно для *Cyclops bicuspidatus* (Birge and Juday, 1903) и *Canthocamptus microstaphylinus* (Lauterborn, 1909).

Можно думать, что и более высоко организованные животные, способные к высыханию, тоже подвергаются процессу, в сущности сходному с инцистированием, а в некоторых случаях тардиграды выделяют настоящую цисту (Murray, 1908; Шульц и Зинголь, 1915) ¹⁾.

Затем, яйца многих животных одеваются чрезвычайно плотными оболочками, особенно, если им приходится перезимовывать, и в этом виде они могут выносить большие колебания температуры, засуху и т. п. Некоторые турбеллярии, коловратки, ракообразные и др. имеют два рода яиц: летние — с тонкой оболочкой и зимние — с толстой и плотной. Самое замечательное явление в этом отношении представляют, конечно, семена растений, которые могут переносить чрезвычайно большие колебания температуры (стр. 18) и лежать целые столетия, если не больше, сохраняя при этом способность к прорастанию. Здесь мы, повидному, имеем дело с полной приостановкой процесса обмена веществ. Семена растений оставались в безвоздушном пространстве в течение нескольких месяцев, и все-таки спектральный анализ, который обнаруживает ничтожнейшие следы газов, не мог обнаружить в этом пространстве ни малейшего следа угольной кислоты, присутствие которой указывало бы, конечно, на совершающийся в семенах обмен веществ.

Такое состояние, при коем приостанавливаются или чрезвычайно замедляются все функции организма, но сохраняется способность их возобновления при известных условиях, Клод Бернар назвал скрытой жизнью (*vie latente*), а Преьер — потенциальной жизнью. Мы видели, что в природе наблюдаются, таким образом, переходы от простого временного ослабления функций (спячка) до полной их приостановки, и все эти явления представляют приспособление к перенесению тех или других неблагоприятных условий. Настоящего же анабиоза, т.-е. воскресения после смерти, — природа не знает.

До сих пор мы пытались выяснить химическую и тесно связанную с ней физиологическую сторону жизненной деятельности. А теперь перейдем к рассмотрению тех морфологических форм, в которых выражается жизнь. Современная биология не знает жизни вне клетки, и покуда клетка является конечной биологической единицей. Правда, высказывалось пред-

¹⁾ Что касается до клеток тела многоклеточных животных, то процесс, аналогичный инцистированию, открыт Ю. Вагнером (1896) на живчиках науков, у которых самцы подолгу носят живчихи в своих щупальцах, видоизмененных в совокупительный аппарат, при чем живчихи одеваются, повидному, хитиновой капсулой (Bösenberg, 1905; Кольцов, 1908).

положение, что те отдельности, из коих составлена, по предположению некоторых биологов, клетка, способны к самостоятельному существованию. Мы видели (стр. 11), что биологи дали им весьма разнообразные наименования, но мы не можем сказать, насколько отвлеченное и теоретически созданное понятие об этих физиологических единицах совпадает с понятием о различных зернистостях, волокнах и т. п. образованиях, наблюдаемых в клетках и называемых гранулами, пластозомами и т. п. Во всяком случае, наблюдалось, что некоторые из этих образований получают перетяжки и разделяются и, следовательно, могут размножаться; они растут, а следовательно, способны к ассимиляции. Поэтому-то Альтман (см. главу II) и ставит правило: *granula ab granula*, т.-е. будто бы каждая зернистость происходит только от себе подобных, как каждая клетка происходит от клетки: *cellula e cellula*. Но попытки доказать способность этих зернистостей к самостоятельному существованию были малочисленны и неудачны. Во всяком случае, мы пока не можем еще с уверенностью сказать, представляют ли эти образования, действительно, еще более элементарные организмы, чем клетка, как это высказал еще в 60-х годах Брюкке и как доказывает Альтман, или же только составные части клетки. Покуда биологу все-таки приходится иметь дело с клеткой, как с конечной единицей. Что же такое клетка? Это — участок протоплазмы, содержащий в себе особое тело, характеризующееся иным химическим составом, чем прочая протоплазма, или ядро (*nucleus*), при чем относительно ядра также может быть установлено правило, что оно происходит всегда от ядра же (*nucleus ab nucleo*). Химически оно отличается от протоплазмы по значительному присутствию в нем особых богатых фосфором белковых веществ, или нуклеинов. На препаратах, окрашенных растворами различных красок, оно окрашивается гораздо сильнее протоплазмы, и красящееся нуклеиновое вещество его поэтому и получило название хроматина. Весьма характерно различие в отношении протоплазмы и ядра к анилиновым краскам: протоплазма клетки, а равно и некоторые части ядра окрашиваются кислыми анилиновыми красками, как рубин, эозин и др., тогда как собственно хроматин окрашивается основными анилиновыми красками, как сафранин, метиловая зелень и др.

Возможны ли клетки без ядра? Существование клеток, которые утратили ядро или вследствие распада и растворения его в протоплазме, или даже, может быть, вследствие его выталкивания из клетки, не подлежит сомнению. Примером могут служить красные кровяные клетки, или эритроциты млекопитающих, имеющие в молодости ядро, потом подвергающиеся дегенерации и исчезающее. Но такие клетки неспособны уже к размножению и, во всяком случае, представляют видоизменение ядерных клеток. Существование же клеток безъядерных, по самой своей природе, и никогда необладавших ядром — более чем сомнительно. Роль ядра настолько велика в жизни клетки, что мы можем с полным правом усомниться в существовании описанных Геккелем (1870) безъядерных одноклеточных организмов, или монер (*Monerae*), из которых некоторые (*Protophytes*, *Myxozoa*), по утверждению позднейших исследователей (Щепотьев, 1911), будто бы ока-

Вопрос
о безъядерных
организмах.

зались даже многоядерными. Примером безъядерных организмов служили недавно еще бактерии и некоторые водоросли, но и здесь по отношению к некоторым бактериям доказано присутствие настоящего ядра (Vejdovsky, 1900; Mencl, 1907; Prazmowski, 1913), а по отношению к другим бактериям и некоторым водорослям (осцилляриям) из Cyanophyceae имеются наблюдения Бючли (Bütschli, 1890 и 1897), показавшего, что тело этих форм состоит из двух частей: периферической и внутренней, известной ранее под именем центрального тельца и содержащей зернышки вещества, похожего по реакциям на хроматин (рис. 1). Иногда, впрочем, почти все тело бактерии может быть представлено центральным тельцем, а протоплазма лишь оболочкой и жгутиком. Это центральное тельце бактерий и осциллярий может быть приравнено ядру. Точно так же и у других водорослей

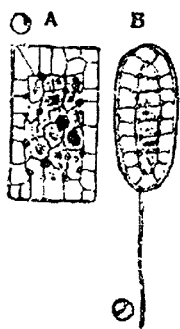


Рис. 1. А—клетка водоросли *Oscillaria*; В—*Bacterium lineola*. Убиты алкоголем и окрашены гематоксилином. По Бючли.

из Cyanophyceae можно отличить центральное тельце, хотя красные в живом состоянии его зернистости могут и не представлять характерной для хроматина окраски. Таким образом с точки зрения Бючли низшие бактерии представляют собой скорее ядро с начинающей обособляться от него протоплазмой, нежели клетку без обособленного ядра. Однако, в настоящее время явилась возможность подойти к вопросу с иной стороны. Мы увидим, что у простейших нередко ядро теряет свою самостоятельность и разбивается на отдельные зернистости—хромидии (см. главу II). Для близких к бактериям низших жгутиконосцев (*Proflagellata*), напр., *Spirochaeta*, такое хромидиальное состояние ядра является постоянным (рис. 2). У одной бактерии (*Bacillus bütschlii*) описаны (Schaudinn, 1902) рассеянные по всей клетке хромидии, собирающиеся при размножении спорами во временные комплексы, похожие уже на ядра. Поэтому некоторые, рассматривая бактерии как упрощившихся жгутиконосцев, считают для бактерий и других низших жгутиконосцев, характерным хромидиальное состояние ядра (Митрофанов, 1891; Minchin 1911; Dobell, 1912). Геккелевские монары соответствовали такому теоретическому соображению: клетка имеет ядро, следовательно, она является уже осложненным организмом, а более простой организм должен быть безъядерным. Бючли высказывает другое предположение: если клетка является комплексом отдельностей, может быть, существовавших некогда независимо, эти отдельности по своим свойствам, вероятно, всего ближе стояли к ядерному веществу, а затем уже наступила дифференцировка комплекса на протоплазму и ядро. Во всяком случае, Геккелевская точка зрения является наименее приемлемой. Наконец, возможно предположение, что состояние ядра у спирохет и бактерий представляет видоизменение как бы дегенеративного характера. Что касается до разделения функций между ядром и протоплазмой, то к этому вопросу мы обратимся в следующей главе. Теперь же остановимся на сравнении строения и функций растительного и животного организмов.

Различие в этом отношении, столь наглядное при сравнении высших многоклеточных животных (Metazoa) и растительных (Metaphyta) форм, сглаживается, однако, при сравнении низших одноклеточных животных (Protozoa) и одноклеточных растений (Protophyta), что и указывает на общность происхождения тех и других. Общеизвестен факт, что растительный организм питается водой, газами и растворенными в воде минеральными веществами и что, благодаря деятельности находящегося в листьях большинства растений зеленого пигмента, или хлорофилла, создает при действии световых лучей углеводы, как сахар, крахмал, клетчатку. Растение, присоединяя азот, взятый из почвы, создает и белковые вещества. Животное пользуется созданным растением органическим веществом и разрушает его в своем теле. Функция растений, это — вечный синтез, функция животных — вечный анализ. Растения питаются углеродом, отнимаемым ими от угольной кислоты, получаемой из атмосферы, водой и минеральными веществами почвы, отдавая излишний кислород обратно в атмосферу. Животные вдыхают кислород из атмосферы, окисляют им вещества, полученные ими в виде пищи от растений, и отдают продукт конечного окисления — угольную кислоту в атмосферу. Таким образом устанавливается круговорот кислорода и углекислоты в природе, осложняемый, впрочем, выделением угольной кислоты из почвы и поглощением ее океаном, но это явление мы оставим в стороне. Кислород выделяется растениями и поглощается животными, угольная кислота, наоборот, поглощается растениями и выделяется животными.

Сравнение растительного и животного организмов и круговорот веществ.

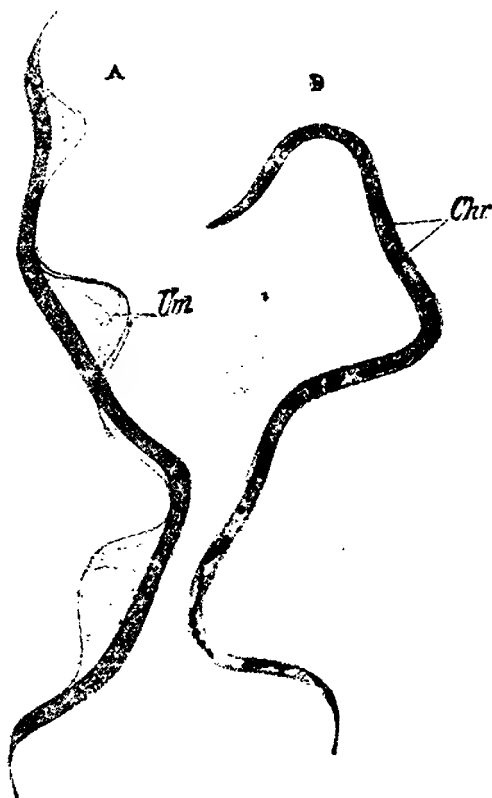


Рис. 2.—*Spirochaeta anodontae*, живущая в кишках двусторчатых моллюсков. А—внешний вид животного, снабженного волнистой перепонкой (Um), играющей роль плавника. В—распределение ядерного вещества в теле спирохеты в виде отдельных хромидов (Chr). По Кейссельтцу.

Более сложный круговорот представляет нам азот. Животные выделяют азот в виде мочевины и мочекислых солей, впоследствии разлагающихся, а трупы животных и отмершие части растений тоже разлагаются вследствие деятельности гнилостных бактерий. В результате этих процессов происходит постоянное освобождение азота в виде аммиака в почву и свободного азота в атмосферу. Из атмосферы этот азот, опять-таки главным образом благодаря деятельности особых бактерий, поступает

в почву в виде аммиачных соединений. Аммиак и его соединения в почве деятельностью нитробактерий переводятся сначала в азотную кислоту, и, наконец, из почвы азот в виде раствора азотнокислых солей поступает опять в растения, где он входит в состав белков, идущих на питание животных. Таков в общих чертах круговорот азота. Для нас эти отношения важны постольку, поскольку они выясняют нам различие животных и растений.

Морфологи-
ческое сравне-
ние животного
и растения.

Растение почти везде находит себе пищу в достаточном количестве, и оно в большинстве случаев растет, неподвижно прикрепившись к почве. Отсюда и малая подвижность растений вообще. Клетки их одеты, обыкновенно, плотной оболочкой из клетчатки и малоподвижны. Если отдельным клеточным элементам растения присуща чувствительность, как и всякой протоплазме, то у них нет ни настоящих органов чувств, ни нервной системы. Животное, наоборот, вынуждено искать и добывать себе пищу, и оно, в большинстве случаев, подвижно. В связи с подвижностью и клетки его тела (напр., мышцы) часто сильно сократимы, и если имеют оболочку, то в виде нежной, не препятствующей движениям клетки, азотистой пленки. В связи с искательным и подвижным образом жизни животного, органы чувств и нервная система, воспринимающая раздражения, испытываемые этими органами, и заведующая мышечными сокращениями, являются высоко развитыми.

Растение, находя кругом себя пищу и в воздухе и в почве, при чем для питания ему достаточно иногда растворов самой ничтожной концентрации, стремится увеличить свою поверхность, служащую для восприятия пищевых веществ в жидком или газообразном виде, путем образования выступов, выростов, ветвлений и т. п. Животное, захватывающее пищу, как жидкую, так и твердую активными движениями, стремится ввести ее в свое тело и там переработать, откуда стремление животного к образованию полостей, главным образом, пищеварительной полости, путем образования складок и загибов наружных слоев внутрь. Растение представляется плотным и вставящимся, животное по большей части содержит в своем теле сложно устроенную систему полостей.

Однако, все указанные различия постепенно сглаживаются при ближайшем сравнении отдельных представителей животных и растений. Уже одно то обстоятельство, что некоторые одноклеточные, а именно жгутиконосцы, являются предметом спора между ботаниками и зоологами, показывает, как невелики отличия между низшими животными и растениями. Возьмем, напр., *Euglena viridis* (рис. 3). Она представляет собой клетку с ядром и спереди снабжена углублением, из которого выходит подвижный жгут, помогающий движению. Там же впереди лежит сократимая вакуола, изливающая свое содержимое в особый резервуар, открывающийся в углубление. Спереди же лежит и небольшое светочувствительное пигментное пятнышко из гематохрома—вещества, близкого к хлорофиллу. В теле эвглены находится, в центральной части, скопление хлорофилла—хроматофоры, а также крахмальные и так называемые парамилловые зерна, состоящие из вещества, близкого по реакциям к крахмалу. Возможно, что прозрачные крахмальные зерна, прилежащие к пигментному пятнышку с наружной стороны, играют роль собирающих и преломляющих лучи света телес.

Жгут и общая сократимость тела не могут служить критерием в данном случае, так как растениям свойственны, как увидим, весьма разнообразные формы движения, в том числе и эти. Сократимая вакуоля эвглены напоминает простейших животных, а пигментное пятнышко, обнаруживающее крайнюю чувствительность к свету, представляет зачаток зрительного аппарата. Углубление на переднем конце тоже напоминает такое же углубление некоторых одноклеточных животных, служащее для приема пищи, но оно как раз для этой цели у эвглены и не служит. Эвглена питается на свету как растение, благодаря деятельности хлорофилла, и образует сходное с крахмалом парампиловое вещество из элементов углекислоты и воды, а в темноте питается сапрофитически, т. е. на счет гниющих веществ, и воспринимая питательные соки всей поверхностью тела. Культивированные в темноте и лишённые хлорофилла особи *Euglena gracilis* на свету начинают зеленеть и питаться или подобно растениям, или смешанным образом, т. е. растительно и сапрофитически в одно и то же время. Зеленые особи этого вида в темноте, а равно и на свету, но в растворах богатых питательными веществами обесцвечиваются, т. е. теряют хлорофилл и переходят к питанию сапрофитическому (Zumstein, 1899). Совершенно аналогичным образом диатомовые водоросли, если они зеленые, то питаются обычным для растения способом; если они не окрашены, то питаются сапрофитически, а если они бурые, то углеводы вырабатывают подобно растениям, сами, а прочие питательные вещества получают сапрофитически. Такое смешение признаков и является причиной того, что ботаники считают эвглену и ей подобные организмы за растения, а зоологи за животных.

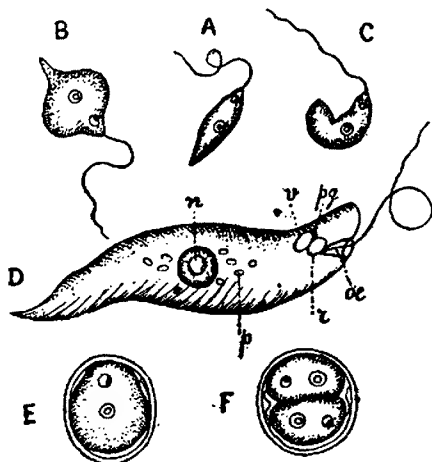


Рис. 3. — Жгутиконосец *Euglena viridis*. А, В, С — различные изменения формы эвглены при движении; D — эвглена при более сильном увеличении: п — ядро; ое — глоткообразное углубление, из которого выходит жгут; v — периодически сокращающаяся вакуоля; г — ее резервуар; рг — пигментное пятно, особенно чувствительное к свету; р — парампиловые зерна. Е — эвглена в состоянии инцистирования; F — деление во время инцистирования. Из Паркера.

Указанные выше особенности морфологического строения животных и растений тоже не постоянны. Правда, большинство животных имеет в теле сложную систему полостей, но если животное находит пищу в изобилии кругом себя, как, напр., паразиты кишечного канала, то иногда в теле их совершенно отсутствуют всякие полости, не исключая и кишечной, как это видим у солитеров и других ленточных глист, питающихся всей поверхностью своего тела на счет переваренной пищи того животного, в котором они живут, или их хозяина. Есть, напр., ракообразные, как *Sacculina*, *Peltogaster*, которые живут паразитически на теле других ракообразных, и представляют собой мешковидное тело, лишённое всяких конечностей, а равно и кишечного канала. Питание у них совершается при помощи весьма длинных ветвистых корневидных отростков, запускаемых паразитом в тело хозяина и распространяющихся как между внутренними органами хозяина, так и заходящих в конечности его и служащих паразиту, подобие корней растений, для всасывания питательных соков (рис. 4), откуда и произошло наименование этих ракообразных корнеголовыми (*Rhizocerphala*). Точно так же некоторые животные не только одноклеточные, но и много-

клеточные, как, напр., губки лишены нервной системы и органов чувств, и, следовательно, эти органы не могут считаться необходимой принадлежностью животного организма.

Сравнение химического состава животного и растения.

Если подойдем к рассматриваемому вопросу с точки зрения химического состава животного и растения, то окажется, напр., что выделение клетчатковой оболочки вовсе не может считаться за характерный признак для растительной клетки. Некоторые жгутиконосцы (*Dinoflagellata*) имеют клетчатковую раковинку, а высокоорганизованные оболочники (*Tunicata*) имеют сильно развитую оболочку или тунику, состоящую из туницина—вещества, сходного с клетчаткой. Клетчатковый скелет около глотки наблюдается у

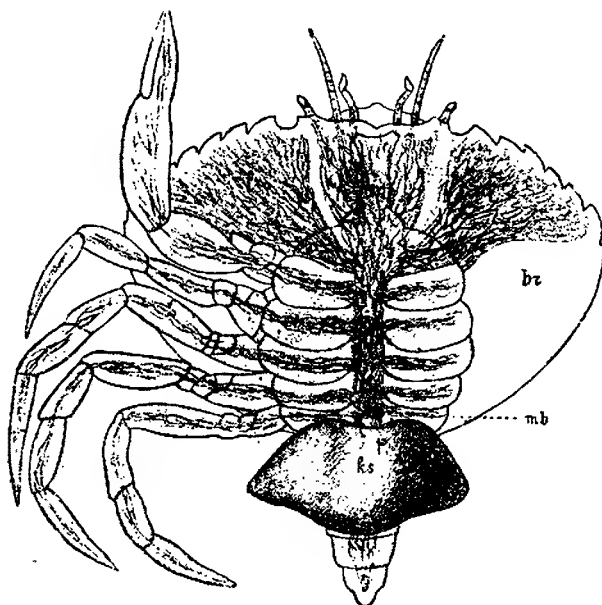


Рис. 4. *Sacculina sarcini* — паразитическое ракообразное (*ks*), сидящее на крабе, в теле которого видны проникающие в конечности отростки; прочие буквы обозначают различные части тела хозяина. По Делажу.

паразитирующих в кишечнике копытных инфузорий сем. *Ophryoscolecidae*, питающихся преимущественно клетчаткой (по неопубликованным наблюдениям В. Догеля). С другой стороны, оболочка клеток грибов содержит азот и близка к веществу, выделяемому клетками покровов у членистоногих, или хитину (Gilson, 1895; Agaki, 1895). Если крахмал считать веществом, присущим только растениям, то в теле животного находится близкое к крахмалу вещество — гликоген, при чем и у некоторых растений, именно, у слизи-

стых грибов, или миксомицетов, крахмал также заменен гликогеном. Даже столь характерное для животного организма соединение, как мочевины, являющееся результатом окисления азотистых веществ, выделяется, по Фоссу (Fosse, 1912 и 1916), плесневыми грибами, а также находится в созревающих семенах растений. В растительных клетках также имеются процессы, которые неизбежно должны приводить к образованию мочевины, но этого обыкновенно не происходит лишь вследствие быстрого распада образующейся в растениях мочевины, позволяющего растениям утилизировать необходимый им азот мочевины (Кизель, 1911). Растение в противоположность животному является организмом, постоянно растущим и постоянно нуждающимся в азоте для построения нарастающих частей, и возможно, что в зависимости от этой особенности стоит отсутствие у растений органов выделения, главная задача которых — удаление из организма азотистых веществ (Кизель, 1917). Наконец, если мы не можем рассчитывать

найти в растениях характерный для крови высших животных красный пигмент гемоглобин, то, по Палладину, в растениях находятся вещества (фитогематин), играющие сходную с гемоглобином роль при окислительных процессах.

Что касается до хлорофилла, то, правда, в большинстве случаев, когда его находили в теле животных, а именно многих простейших, губок, гидры, сифонофор, иглокожих, мшанок и многих червей, то оказывалось, что он принадлежал не самому животному, а живущим в его теле одноклеточным водорослям (зеленая водоросль *Chlorella* и желтая — *Zooxanthella*). Эти водоросли удавалось культивировать вне тела тех животных, в коих они жили, а также и произвести заражение ими других, свободных от них экземпляров (Brand, 1881; Geza Entz, 1881; Bouvier, 1898).

Зеленый пигмент в теле некоторых актиний (*Anthea cereus*), червей (*Bonellia viridis*), ракообразных (*Idothea viridis*) и др., повидимому, не сходен с хлорофиллом. Однако, все-таки удалось показать, что спектр зеленого пигмента некоторых прямокрылых (кузнечиков, богомолов) и в коже зеленой лягушки очень похож на спектр хлорофилла, хотя не выяснено, имеем ли мы дело с животным пигментом, похожим на хлорофилл, или с хлорофиллом, воспринятым с растительной пищей и ассимилированным животным (Подъяпольский, 1907 и 1910). Тот же вопрос может быть поставлен относительно одной инфузории (близкой к *Vorticella campanula*), у которой хлорофилл заключен в наружном слое тела и не в виде зерен, как в растениях, а равномерно и диффузно. Многие жгутиконосцы содержат желтоватый или коричневый пигмент, близкий к хлорофиллу и заключенный в особых тельцах, хроматофорах. Эти организмы, несмотря на присутствие иногда ротового углубления, питаются подобно растениям. Замечательно, что нередко из двух близких видов (*Peridiniidae*) один имеет хроматофоры, а другой — лишен их, и в зависимости от этого и способ питания их различен, а иногда самый способ питания, как мы уже видели выше (стр. 29), изменяется в зависимости от условий. Наконец, все грибы лишены хлорофилла и питаются сапрофитически.

Если обратимся к физиологической стороне, то и здесь окажется, что различия между животными и растениями не так резки. Хотя синтез является и характерной чертой для растительного организма, но ему свойствен и обратный процесс. Растение дышит, т.е. окисляет насчет атмосферного кислорода свои вещества и выделяет угольную кислоту, как конечный продукт окисления, подобно животному. На свету этот процесс маскируется обратным и более мощным процессом питания, сопровождающимся поглощением углекислоты и выделением кислорода, но он становится заметным в темноте и наблюдается легко на прорастающих растениях, когда хлорофилл еще не функционирует.

В то же время, мы видели, что грибы питаются сапрофитически. Насекомоядные цветковые растения, часто живущие на торфяниках, бедных азотом, захватывают насекомых, переваривают и всасывают поверхностью своих листьев готовые белки, заключающиеся в тканях насекомого, совер-

Сравнение функций растений и животного.

шенно подобно животным и притом получают таким образом не только азот, но и соли фосфора и калия. Замечательно, что это питание чрезвычайно помогает усвоению крахмала, вырабатываемого насекомоядными растениями, как и вообще всеми хлорофиллоносными растениями, но зато насекомоядные растения не переваривают ни крахмала, ни гликогена, ни жира и жирных кислот (G. Schmid, 1912). Описаны два вида грибов, из которых один (*Arthrobotrys oligospora*) живет в навозе, но питается также и живущими в навозе круглыми червями (*Nematodes*) (Zopf, 1888), а другой живет в воде и своими, повидному, липкими нитевидными разветвлениями, или гифами, захватывает коловраток, ракообразных и тоже питается ими (Sommerstorf, 1911). Гифы врастают в тело захваченного животного, ветвятся и разрушают его мягкие части.

С другой стороны, и животные клетки не лишены способности к синтезу. Хотя животные получают белки в готовом виде, но они всасываются из кишечника в кровь не в том виде, как они получаются, а в более простой, явившейся результатом распада форме. Вообще процесс разложения главных пищевых веществ при их переваривании идет еще дальше, чем предполагали ранее: сложные углеводы, как крахмал и др., разлагаются в кишечнике до виноградного сахара; жиры распадаются на глицерин и соли жирных кислот (мыла); белки разлагаются на аминокислоты (стр. 38). Всасываясь в таком виде, эти вещества опять синтетически осложняются в организме и входят в его состав.

Удивительные колебания в различных способах питания представляют нам бактерии. Виноградский (1890) открыл, что некоторые нитробактерии, будучи, подобно всем бактериям, лишены хлорофилла, однако, обладают способностью созидания органического вещества из углекислоты, аммиака и минеральных веществ. Открыты в почве бактерии, питающиеся на счет водорода и углекислоты, хотя в то же время могущие питаться и органическими веществами (Kasereger, 1906). Деятельностью этих бактерий объясняется круговорот водорода в природе, выделяющегося при разложении сложных органических соединений и поглощаемого из атмосферы, где он находится в ничтожных количествах, этими бактериями. В других случаях бактерии могут, повидному, содержать пигмент, функционирующий подобно хлорофиллу. Так называемые пурпурные бактерии, по Энгельману, выделяют на свету кислород, но в то же время они обладают способностью окислять сероводород, в присутствии которого они развиваются наиболее успешно, с отложением в плазме частиц серы, а также утилизировать и органические вещества. Третьи бактерии питаются на счет органических кислот, как яблочная, винная, лимонная и др. Наконец, четвертые питаются, подобно животным, на счет готовых белковых веществ, причем берут кислород или из воздуха или из самого питательного вещества, как мы указали, говоря об анаэробных организмах.

Таким образом, бактерии, которые и с морфологической точки зрения представляют нам значительные колебания в отношении ядра к протоплазме (стр. 26), указывающие на неустойчивость этих отношений, и в физиологическом отношении представляют нам поразительные отклонения то в сторону растительных, то в сторону животных функций.

Движение ра-
стений и жи-
вотных.

Характерный на первый взгляд признак — неподвижность растений и подвижность животных — оказывается также непостоянным. С одной стороны, некоторые многоклеточные животные, как губки, являются весьма мало подвижными, а с другой — и высшие растения дают нам целый ряд примеров движений различного характера. Замечательные периодически возобно-

вляющиеся вращательные движения представляют боковые листочки, сидящие по одному с каждой стороны главного листа, у родственного мимозам индийского растения *Desmodium* (s. *Hedisarum*) *gyrans*. Эти вращательные движения, скорость коих зависит от температуры и при летней температуре доходит до одного оборота в три минуты, носят как бы автоматический характер. Такой же характер носят колебательные и гораздо более медленные движения конечного листочка клевера. Но в других случаях растение реагирует с ясностью на то или другое раздражение. Листья мимоз складываются при прикосновении, но более слабой раздражимостью обладают листья и некоторых других растений. Листья клевера, мимоз и другие складываются известным образом с наступлением ночи, обнаруживая явление так называемого сна растений, предохраняющего, путем уменьшения поверхности, от чрезмерного охлаждения ночью. Листья насекомоядных растений, например, нашей *Drosera*, складываются при прикосновении к их поверхности азотистых веществ, как белки, а также аммиачных солей (фосфорно-кислый аммоний, напр., вызывает реакцию даже при концентрации 1 части на 2.187.500 частей воды), но не реагируют, если на них капать водой, раствором сахара или солей кальция. Интересно отметить, что и движения растений, подобно таковым животных, прекращаются в отсутствии кислорода или в атмосфере хлороформа, эфира и других анестезирующих веществ. Точно так же можно определить, как и на нервах животного, скорость, с которой проводится раздражение в тканях мимозы. Скорость эта очень небольшая (20 mm в секунду) по сравнению с таковой в нерве (27 метров в секунду), но она все-таки больше таковой в протоплазме одноклеточных животных.

Но для нас особенно поучительно сравнение различных форм движения низших растений с движениями низших животных или отдельных клеток высших животных. В растительных клетках весьма часто наблюдается движение протоплазмы внутри самой клетки и такое же движение наблюдается и на некоторых животных клетках. С особой наглядностью можно видеть перемещение, под влиянием внутриклеточных токов протоплазмы, зернышек в пигментных клетках животных, обладающих способностью изменять окраску (Ballowitz, 1913). Для нас наибольший интерес представляют движения, сопряженные с изменением положения клетки.

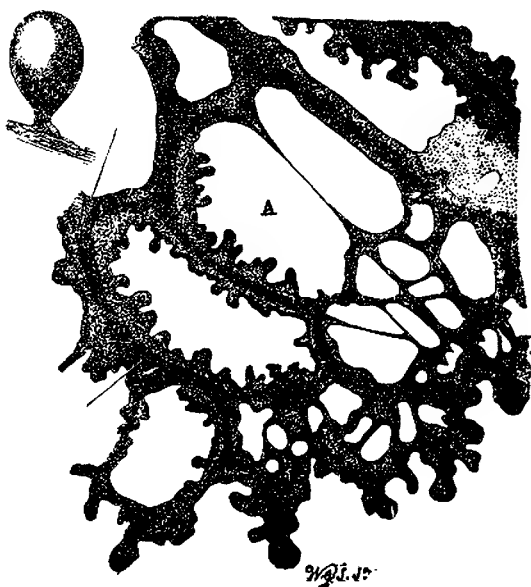


Рис. 5. А — участок плазмодия *Didymium leucopus*. По Ценковскому. В — грибок *Arctyria incarnata*. По де-Бари.

Простейшую форму перемещения представляет движение амёбодное. Клетки при этом постоянно изменяют форму, то выпуская толстые или тонкие и ветвистые отростки, или псевдоподии, то втягивая их. Подробности механизма этого движения будут рассмотрены ниже, а теперь отметим, что оно свойственно одноклеточным животным, растениям в некоторых стадиях

развития, а также и клеткам, входящим в состав тела многоклеточных животных и растений, как, например, белым кровяным тельцам, или лейкоцитам, оплодотворяющим элементам, или живчикам, и др. Чрезвычайно удобный объект для изучения амёбодного движения представляют собою так называемые плазмодии слизистых грибов (*Mucormycetes*), представляющие иногда весьма крупные сетчатые амёбодные двигающиеся организмы, образовавшиеся слиянием отдельных амёбообразных зародышей (рис. 5 и 6).

Затем, более совершенную форму представляет собой движение при помощи одного или нескольких жгутов или многих ресниц. Клетка может быть одета более плотным слоем, образующим жгуты и ресницы, представляющие собой уже более постоянные образования, чем псевдоподии. Опять-таки форма движения при помощи жгутов свойственна и одноклеточным животным, и одноклеточным растениям, и клеткам высших форм, напр., живчикам. Движение при помощи ресниц, характерное для ресничных инфузорий, принципиально ином не

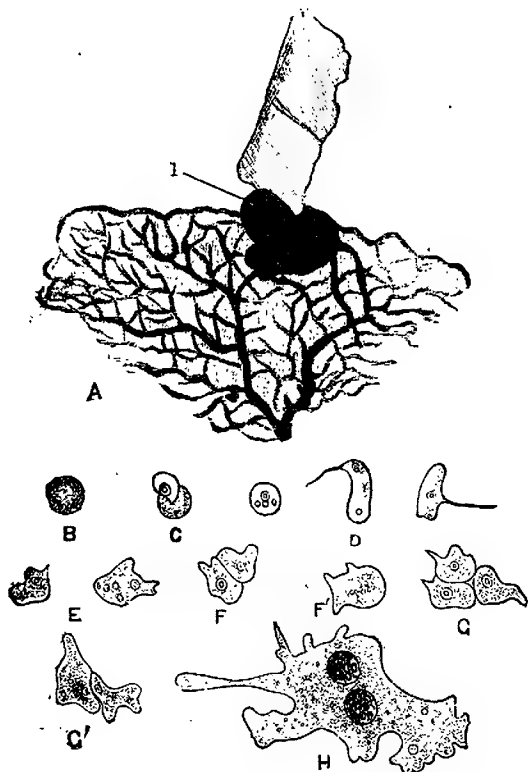


Рис. 6. А — участок плазмодия *Vadhamia*, выпустивший отросток (1), или псевдоподию, и захвативший ею кусок гриба. Прочие рисунки изображают развитие этого слизистого гриба, которое является следующим: внутри гриба (В предыдущего рисунка) развиваются споры (В рис. 6); из спор выходят зародыши, двигающиеся при помощи жгутиков (С и D); эти зародыши принимают форму небольших амёб (Е, F, F'), двигающихся, выпуская неправильные отростки, или псевдоподии; амёбы эти сливаются постепенно вместе (G, G' и H), образуя плазмодий (А рис. 5), который ползает и питается подобно амёбам, а потом даёт начало грибам (В рис. 5).

По Аустеру и Ценковскому.

отличается от движения при помощи жгутов. Что различные формы такого движения по существу не отличаются одна от другой, доказывается существованием таких организмов, которые могут изменять в различные фазы жизни способы движения, вроде, напр., описанной Грубером (*Gruber, 1881*) *Dimorpha mutans*, которая движется то при помощи двух жгутов, то присоединяет к ним еще несколько радиально расходящихся жгутовидных псевдо-

подий, или найденной в Австралии Шевяковым (1893) *Ciliophrys australis*, которая сначала двигается амёбOIDно, потом при помощи жгута и, наконец, при помощи нескольких довольно больших жгутовидных псевдоподий. Точно также иногда удается изменить амёбOIDные псевдоподии плазмодия слизистых грибов, амёб, амёбOIDных клеток и амёбOIDных живчиков в жгуты большей или меньшей длины, подвергая эти организмы и клетки действию растворов некоторых солей (см. главу V), а жгутики некоторых простейших могут быть искусственно изменены в узловатые псевдоподии (Prowazek, 1901). Растворы солей, видоизменяя плотность протоплазмы, видоизменяют и форму ее отростков или даже вызывают их образование.

При сравнении движения животных и растений обыкновенно указывают на совершенно своеобразную форму поступательных движений, наблюдаемую у паразитических простейших — грегарины и диатомовых водорослей.

Грегарины, обладающие по большей части хорошо развитым слоем тончайших сократимых, подобно мышцам, волоконц, или мионем, снаружи одеты плотной, исчерченной вдоль желобко-

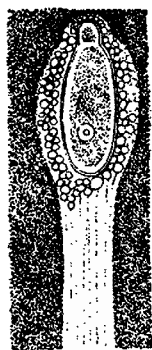


Рис. 7. Двигающаяся грегарины, оставляющая в туши студенистый след. По Шевякову.

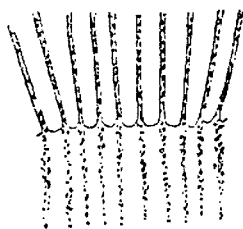


Рис. 8. Задний конец грегарины с бороздками, из которых выступают студенистые нити, при более сильном увеличении. По Шевякову.

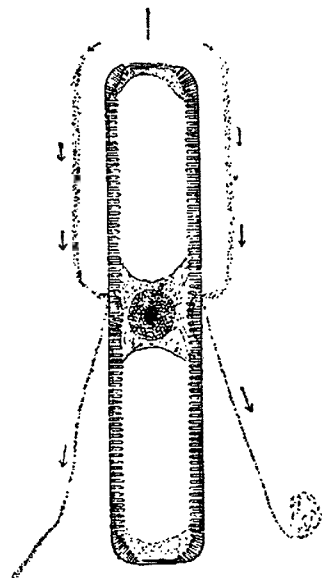


Рис. 9. Диатомовая водоросль. Верхние струйки образованы током карминных крупинок, а нижние струйки — выделением слизи, с приставшими к ней крупинками кармина. Направление движения струек и водоросли обозначены стрелками. По Лаутерборну из Ферворна.

видными углублениями оболочкой. Если поместить грегарины в слегка соленую воду с крупинками туши или кармина, то ясно можно заметить позади нее оставаемый ею при движении след из студенистого вещества, к которому прилипают местами крупинки туши или кармина (рис. 7). Таким образом, грегарины выпускает через поры, находящиеся в желобках ее оболочки, какое-то студенистое вещество, и будто бы вследствие этого толкается в сторону, противоположную току этого вещества (рис. 8) (Шевяков, 1894). Если обратимся к диатомовым водорослям, снабженным кремневой раковинкой, то оказывается, что у них из особых щелей в раковине с каждой стороны вытекает такой же ток, который делается заметным, если подпустить крупинки кармина или туши, ибо эти последние прилипают к студенистым нитям (рис. 9). Водоросль

росль, постепенно выделяя новое и новое количество вещества, подвигается то вперед, то назад, при чем концы нитей могут прилипать к подводному предмету, и этим будто бы обуславливается своеобразная форма движения этих водорослей (Bütschli, 1892; Lauterborn, 1896). Но приводимое объяснение движения этих форм вызывает сомнения ¹⁾.

Органы чувств
растений.

В связи с вопросами о движении растительных организмов стоит и вопрос о степени их чувствительности. Конечно, протоплазма живая, будет ли она животная или растительная, обладает раздражимостью. Но сущность вопроса сводится к тому, имеют ли растения органы чувств и нервную систему. Что касается до последней, то, хотя и описаны Немецом (1901) в растительных клетках, считаемых за чувствительные, особые волокна, тянущиеся из одной клетки в другую и окрашивающиеся, подобно нервным волокнам животных, метиленовой синькой в живом состоянии, но тем не менее нервный характер этих образований более чем сомнителен. Но зато многие исследователи (Haberlandt, 1900 и 1902; Nemeš, 1901) придают значение органов чувств различным частям растений: кончику корня, волоскам мимоз и насекомоядных растений, тычинкам *Cynaeas*, а равно и клеткам листьев некоторых растений, при чем эти последние клетки считаются светочувствительными. Мы видели, что светочувствительное пигментное пятно свойственно некоторым жгутиконосцам, напр., еуглене, при этом у последней на наружной поверхности пятна наблюдается несколько прозрачных крахмальных зерен (стр. 28), может быть играющих роль преломляющих свет телец. У высших растений, по Габерландту, некоторые прозрачные клетки кожицы листьев принимают характер настоящих линз, а под ними лежащие хлорофиллоносные клетки (по Нордгаузену), вероятно, светочувствительны. Эти растения как раз наиболее чувствительны к свету и реагируют на световое раздражение, располагая листья перпендикулярно к падающим лу-

¹⁾ Выделение студенистого вещества при движении грегарины представляет несомненный факт и притом легко наблюдаемый, но является ли это выделение причиной движения, как думает Шевяков, или только следствием движения, как думают другие (Crawley, 1902; Car, 1913), а самое движение обуславливается сокращением мионем — вопрос, не вполне решенный. У грегарины действительно наблюдаются поперечные сокращения тела, напоминающие перистальтические движения кишечника. Такими движениями может быть объяснено и поступательное движение (Car, 1913), хотя самый слой мионем развит не у всех грегариин. Во всяком случае трудно допустить, что грегарины подвигаются на этом студне, как на растущем стебле, и более вероятным кажется предположение, что это выпрыскивание жидкости вызывает движение в противоположную сторону, по принципу сегнерова колеса, как это и допускается в позднейших наблюдениях (Соколов, Б.; 1912), но и это допущение встречает возражения. Позднейшая исследовательница этого вопроса Д. Мюль (Mühl, 1921), хотя и нашла у грегарины мучного червя, т.-е. личинки мучного жука (*Tenebrio molitor*), рядами расположенные поры, но склоняется к тому, что все же истечение жидкости из них, по ее консистенции, влияния на движение грегарины иметь не может. Как червеобразные, так и скользящие поступательные движения одинаково обусловлены сокращением продольных и поперечных мионем. Осцилляции, например, совершают весьма сложные движения, забираясь в пустые раковинки корненожки *Arcella* через сравнительно узкое отверстие ее, и лежат там, свернувшись клубком (по неопубликованным наблюдениям Л. Шимкевича). Описываемое далее движение диатомовых водорослей, особенно осциллярный, во всей его сложности, тоже далеко не вполне объяснимо.

чам (см. главу II). Присутствие таких органов, снабженных линзами, вероятно, позволяет листьям воспринимать не только световое раздражение вообще, но и направление раздражающих лучей. Присутствие органов чувств вполне мыслимо и при отсутствии нервной системы, если принять во внимание, что раздражение органа чувств может передаваться и по протоплазме стоящих между собой в связи клеток.

Таким образом, если некоторые химические, морфологические и физиологические черты являются преобладающими у животных, а другие — у растений, то все-таки мы не найдем ни одной черты, которая была бы исключительной и притом общей для всех растений или для всех животных. Но зато находим массу черт, общих отдельным представителям того и другого царства. Чем ниже мы спускаемся по животной или растительной лестнице, тем более этих общих черт, и, наконец, мы доходим до таких форм, где понятие о животном и растении уже невозможно с точностью разграничить. Все это служит лишь наглядным доказательством общности происхождения животного и растительного царств.

Теперь перейдем к рассмотрению вопроса о понимании жизненных явлений вообще. Как известно, существуют две исходных точки зрения на этот счет: механическая и виталистическая. Механическое воззрение, ведущее начало от Декарта и нашедшее себе наиболее крупных представителей между новейшими физиологами в лице Дюбуа-Реймона, Людвиг и Гельмгольца, говорит, что все жизненные явления могут быть объясняемы законами механики, физики и химии, и что при этом мы имеем дело с такими же силами, какие свойственны неорганизованной материи. Представителем этого направления в зоологии в наше время является, напр., Бюкли (Bütschli, 1901) и многие другие. Виталисты говорят, что для объяснения многих жизненных явлений необходимо допустить особую жизненную силу (*vis vitalis*), силу иного порядка, чем те, с которыми мы имеем дело в явлениях физических и химических. Некоторые из виталистов идут еще далее и допускают сходство этой силы с нашим сознанием, которое таким образом представляет свойство живой материи вообще. Чем глубже мы исследуем явления живой природы, говорят виталисты, тем яснее нам становится необходимость допущения особой силы. Представителями витализма в позднейшее время, или неовиталистами, являются Бунге (Bunge, 1886 и 1889) в физиологии, Дриш (Driesch, 1899 и послед.) и Паули (Pauly, 1906 и 1907) в зоологии, Рейнке (Reinke, 1901 и 1908), Лотси (Lotsy, 1905) и Франсе (Francé, 1908) в ботанике и др.

Главная аргументация виталистов опирается на наблюдаемую в живых существах целесообразность. Целесообразность эта проявляется различными способами. Во-первых, жизненные процессы обеспечивают целость организма. Так, напр., при утрате отдельных частей многие животные обладают способностью их возобновлять, или регенерировать. Во-вторых, все физиологические и психические функции организмов гармонически согласованы. Так, при повреждении или удалении какого-нибудь органа, напр., одной почки, парный его орган, т.-е. другая почка, начинает успешно работать. В-третьих, организмы обладают способностью приспосабливаться к окружающим условиям. Так, животное нередко приобретает окраску среды, делающую ее незаметным. В-четвертых, наконец, все организмы обладают способностью размножения, чем и обеспечивается сохранение вида (Sečerov, 1912).

Механизм и
витализм.

Мы увидим в дальнейшем изложении, как пытаются объяснить хотя бы небольшую часть этих явлений механисты. Виталисты же выводит все эти явления из особого свойства организмов, для наименования коего воскрешено аристотелевское понятие энтелехии, но с иным содержанием. Дриш понимает под этим термином «свойство организмов при достаточных внешних условиях давать пропорционально правильный результат». Природа этой силы близка к природе сознания. Дриш определяет ее так: «энтелехия — ни материя, ни энергия; это регулирующий принцип, способный остановить реакции организма и могущий быть только мыслимым». Энтелехия, по мнению виталистов, необъяснима с точки зрения механического понимания, как необъяснима способность части или даже одной клетки организма давать целый организм. Необъяснима также, по мнению виталистов, с механической точки зрения замена функции коркового слоя мозговых полушарий: в случае повреждения или заболевания тех или других клеток, функцию их на себя берут соседние клетки. Необъяснимо, наконец, и то, что психические акты зависят не только от влияния данного момента, но и от предыдущего опыта, т.-е. имеют всегда историческую основу. Мы не знаем и не можем допустить, говорят виталисты, такой машины, которой часть могла бы воспроизвести целую машину, или колеса которой автоматически становилось бы на место сломавшегося, или которая при совершенно одинаковом каждый раз движении рычага давала бы различные результаты в зависимости от того, каковы были предшествовавшие условия работы. Далее мы увидим, что эти утверждения на деле не так абсолютны, как кажутся на первый взгляд.

Для выяснения этого вопроса, который по самому существу своему едва ли принадлежит к числу разрешимых, лучше всего обратиться к его истории. Виталистическое воззрение гораздо древнее механического. Было время, когда жизненному духу приписывались все функции организма, и полагали, что вещества, вырабатываемые организмом, не могут быть получены вне его. Надо различать таким образом применение виталистической точки зрения к вопросу о химических свойствах организма и к вопросу о его физических свойствах. Что касается до химических отношений, то получение в 1828 г. Вёлером (Wöhler) мочевины из неорганического изомерного с ней вещества (циановокислого аммония) составило первый шаг в смысле разрушения виталистической точки зрения. Сначала Гофмейстер (1896), а потом ряд других физиологов получили мочевину из белка, т.-е. тем путем, каким она образуется в организме.

Главная сущность вопроса сводится, однако, к получению искусственным путем белков и протоплазмы. Мы видели, что самое строение белковых веществ настолько сложно, что доселе неясно химикам. Шюценбергеру давно удалось получить синтетически белковое вещество, но из продуктов распада самого белка, и тем же путем в последнее время Фишер получил из пептидов, т.-е. аминокислот, названных так за их сходство с пептонами, получающимися от распада белка во время пищеварения, более сложные соединения. Эти соединения, представляющие сочетания 3, 4 и даже 7 пептидов, обнаруживают многие особенности настоящих белков: свертывание, переваривание ферментом поджелудочной железы, окраску некоторыми реактивами и т. п. ¹⁾ Вообще можно думать, что вопрос о синтетическом получении белка — вопрос времени. Виталисты ставят другой

¹⁾ Свертывание, т.-е. образование нерастворимого осадка, получено Любавиным и на неорганических коллоидальных растворах (стр. 14), напр. на коллоидальной кремнекислоте, путем замораживания.

вопрос: получим ли мы синтетически живой белок, живую протоплазму, и отвечают на него отрицательно. Но отрицательный ответ здесь так же гадателен, как и положительный. Если мы не можем сказать с уверенностью, что получим искусственно живую протоплазму, то не можем точно так же утверждать невозможности этого. Возможно, что вопрос сводится к искусственному получению тех стимулирующих жизненные явления веществ, или ферментов, о которых мы будем говорить ниже (стр. 40). Во всяком случае надо отметить, что условия, при каких происходят химические реакции в организме, иные, чем те, с какими мы имеем дело в наших опытах.

В живых организмах мы имеем дело с массой мельчайших капиллярных пространств, в которых возможны химические реакции, не имеющие места при обычных условиях. Общеизвестен тот факт, что водород загорается в порах губчатой платины, тогда как он не соединяется с кислородом при обычных условиях. Затем, все жизненные процессы происходят внутри клеток, иногда одетых плотными оболочками, под которыми давление иногда возрастает до весьма значительной величины. При таких условиях физические и химические процессы идут иначе, чем при нормальном давлении.

Негели (Nägeli, 1893) в своей посмертной работе лишь слегка приподнял завесу, которая скрывает от физиологов таинственную область молекулярных явлений, а между тем в организмах мы, главным образом, имеем дело с молекулярными явлениями. Негели показал, что ничтожнейшая примесь к воде некоторых трудно растворимых солей, как азотнокислого серебра, или металлов, как меди, оказывает некоторое определенное действие на организмы, действие, названное им олигодинамическим. Так, нитчатая водоросль *Spirogyra* убивается примесью ничтожнейшего количества азотнокислого серебра или меди: достаточно для этого 1 миллиграмм меди на 77,000,000 частей воды, достаточно пропустить воду через медный кран, чтобы вызвать олигодинамическое действие. При этом смерть водоросли носит иной характер, чем в обычных условиях. Обыкновенно, находящаяся в клетках спирогиры хлорофилльная нить свертывается и клетка обесцвечивается, а при олигодинамической смерти — нить не свертывается и клетки остаются зелеными.

Некоторые, более растворимые соли металлов, напр., хлористая медь, в растворах 1 на 1000 действуют, как яд, и вызывают обычную смерть, а в растворах 1 на 10—1000 миллионов вызывают смерть олигодинамическую. Взбалтывание олигодинамически действующего раствора с серным цветом, вызывая осаждение частиц металла, прекращает олигодинамическое действие этого раствора.

По поводу заключения Негели о необходимости допущения особых олигодинамических сил были высказаны возражения. Опыты Негели показывают, что спирогира отличается чрезвычайной чувствительностью к химическим влияниям, гораздо большей, чем некоторые другие организмы, напр. инфузории, как мы видели выше (стр. 20). Самое олигодинамическое дей-

ствис вовсе не так резко разграничено от обыкновенного химического, чтобы была необходимость допускать существование особых сил. Но, во всяком случае, опыты Негели показывают, с какими минимальными дозами нам придется иметь дело при изучении химических процессов, происходящих в теле живых организмов. Хотя первые опыты над простейшими в этом направлении не дали определенных результатов, но, напр., инфузория *Carchesium*, по Кольцову, при заглатывании крупинок туши реагирует на такие ничтожные изменения среды, которые приблизительно соответствуют прибавлению одной капли крепкой соляной кислоты на бочку воды. Кравков в своих (неопубликованных) опытах над изолированными частями тела человека и животных (см. ниже, стр. 157) обнаружил влияние на симпатическую нервную систему некоторых веществ в концентрации, определяемой дробью с 12, 24 и 32 нулями и падающей до minimum'a в одну молекулу вещества на 4 литра воды. Достаточно было поддержать недолго в Рингер-Локковской жидкости (см. ниже), пропускавшей через сосуды этих частей, отполированную металлическую пластинку, чтобы вызвать определенное влияние. Если вспомнить, что орган обоняния даже у человека, вовсе не отличающегося остротой этого чувства, способен распознать присутствие в кубическом миллиметре воздуха квадриллионных частей (до 0,00000000000000333 гр.) летучего масла, или что 1 грамма яда (токсина), который своим присутствием в крови человека вызывает заболевание столбняком (тетанусом), достаточно, чтобы умертвить 5,000 людей, то нам станет ясным, что минимальность доз, иногда имеющих резко выраженное физиологическое действие, может оказаться превышающей наши средства их распознавания, не исключая и спектрального анализа.

ферментация.

Наконец, ряд открытий в области изучения ферментов, или энзим, т.-е. веществ, которые в незначительном количестве обуславливают химические видоизменения иногда громадного количества другого вещества, при чем сами, хотя и не участвуют в процессе химического превращения, но его вызывают или ускоряют (каталитическое действие), сделал возможным предположение, что многие происходящие в организмах процессы могут быть уподоблены ферментации. Так, Бертраном открыта сначала при изучении процесса образования японского лака группа ферментов, вызывающих окислительные процессы и названных оксидазами. Повидимому, процессы окисления в организмах тоже могут быть сведены к деятельности подобных ферментов. Даже есть указания на то, что и синтез, происходящий в растениях, может-быть удастся объяснить тем же путем. Что же касается до сущности процессов ферментации, то в настоящее время виталистическая точка зрения мало-по-малу совершенно вытесняется из этой области. Так, Бухнеру (1907) удалось извлечь из дрожжевых грибов белковое вещество, которое превращает сахар в спирт и угольную кислоту совершенно так же, как и живые дрожжи. Убитые действием ацетона дрожжи так же деятельны, как и живые, и одинаково обнаруживают явление поглощения кислорода и распада белков, т.-е. все признаки дыхательного процесса. Вообще, ботаники различают растения мертвые, в которых убита как протоплазма,

так и разрушены ферменты, и убитые, в которых убита протоплазма (апетомом, действием холода и т. п.), но ферменты целы и могут проявить свою деятельность, хотя, правда, при этом отсутствует согласованность работы между отдельными ферментами, столь характерная для живого организма. Можно считать также доказанным, что один и тот же фермент может стимулировать как процессы разложения, так и процессы синтеза, в зависимости от условий, напр., от степени концентрации того раствора, который подвергается ферментации.

Наконец, в настоящее время мы знаем и неорганические вещества, имеющие такое же действие, как ферменты. По Бредигу (1901) платина, золото, серебро в порошке разлагают перекись водорода (H_2O_2) на кислород (O) и воду (H_2O), а платина в то же время обладает способностью окислять алкоголь в уксусную кислоту. При этом прибавление сероводорода или синильной кислоты так же мешает этим процессам, а некоторое повышение температуры так же ускоряет их, как и при обыкновенном брожении. Поэтому-то и есть некоторая доля основания называть ферментацию жизнью вне клетки, как выразился Ненцкий.

Несколько более сделано в смысле воспроизведения физических явлений, происходящих в организмах, независимо от химического состава среды, в которой они происходят. Прежде всего остановимся на воспроизведении внешней формы простейших животных.

Явления
в каплях жид-
костей.

Уже давно было замечено Гадом (1878) и Квинке (Quinke, 1888), что капли масла и других веществ могут принимать форму, напоминающую таковую низших животных. Так, капли оливкового масла в слабом растворе соды напоминают амёб и корненожек с толстыми не ветвящимися псевдоподиями. Капли миндального масла в том же растворе дают уже более тонкие и нежные отростки с наклоном к ветвлению, напоминая также псевдоподии других корненожек. Капля креозота в воде — дает лучисто-расходящиеся и узловатые отростки, напоминающие собой псевдоподии солнечников, радиолярий и др. Это может служить хорошим доказательством того, что форма псевдоподий зависит от консистенции образующего их вещества. В каплях масла, помещенных в растворе щелочи, было замечено возникновение постоянных токов, напоминающих собой токи протоплазмы, наблюдающиеся в некоторых растительных, а также и животных клетках. В капле масла эти токи возникают вследствие того, что масло со щелочью образует мыло, и этот процесс омыления, совершающийся на периферии капли, вызывает постоянно новый приток вещества из глубоких частей капли к периферии. Движение протоплазмы в растительных клетках происходит наиболее часто таким образом: от поверхности клетки отходит ток, идущий внутрь и направляющийся чаще всего по наибольшей оси клетки; затем, он достигает противоположной поверхности клетки и идет уже ближе к поверхности обратно к тому пункту, который мы взяли за исходный. Но встречаются и другие формы движения: так, иногда протоплазма вращается в клетке в одном и том же направлении.

Квинке полагал, что в растительных клетках на поверхности имеется слой масла, который, реагируя на щелочной белок, вызывает образование белкового мыла, и, следовательно, создаются такие же условия, как и в капле масла, погруженной в щелочь. Иначе говоря, токи в протоплазме клеток могут быть также объяснены периодическим появлением и растворением белкового мыла. Но если масло, действительно, иногда наблюдается на поверхности растительных клеток, то самый поверхностный слой их протоплазмы участия в движении как-раз не принимает, и, следовательно, данное Квинке объяснение является неприменимым.

Искусственные
ячейки Бюкли
и др.

Более удачны были попытки Бюкли (Bütschli, 1892) и в позднейшее время Румблера (Rumbler, 1898).

По мнению Бюкли, протоплазма клеток и главным образом простейших животных состоит из двоякого рода белкового вещества: более жидкого и более плотного, при чем эти вещества расположены так, что образуют

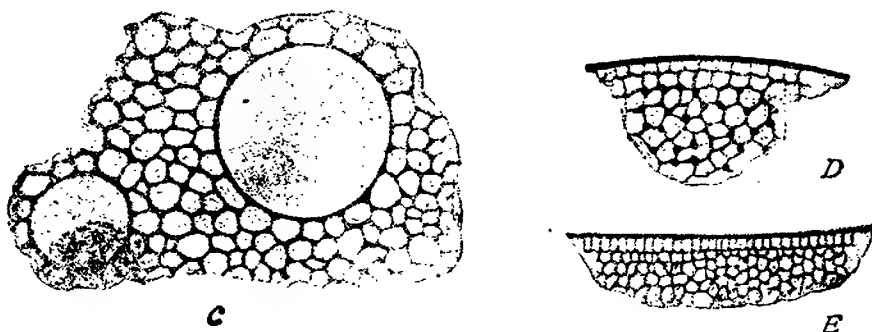


Рис. 10. Ячеистая структура. *C* — ячеистая масса одной радиолярии (*Thalassicola*) с двумя вакуолями; *D* — часть красной протоплазмы яйца морского ежа; *E* — искусственная смесь, образованная оливковым маслом, поваренной солью и водой. На рис. *D* и *E* видно, что красные ячейки являются удлинёнными. По Бюкли.

подобие пены, т.-е. в виде массы пузырьков, коих стенка образована более плотным, а содержимое более жидким веществом (рис. 10). Такая пенисто-ячеистая масса уже в силу своего строения обнаруживает способность к поступательному движению.

Бюкли получил искусственные смеси, подражающие ячеисто-пенистому строению простейших. Взявши сахар или поташ и стерев его мелко с оливковым маслом, он получал массу мельчайших крупинок твердого вещества, т.-е. сахара или поташа, облеченных каждая слоем масла. При погружении таких крупинок в разбавленный водой глицерин, сахар или поташ растворялся, и получалась масса из пузырьков или ячеек, составленных из масла, а внутри наполненных сахарным или поташным раствором (рис. 10, *E*). Поместив каплю такой жидкости под микроскоп и надавив слегка стекло, ее накрывающее, Бюкли вызывал поступательное движение, длившееся целыми часами или даже сутками. Бюкли объясняет это явление нарушением поверхностного натяжения между отдельными ячейками такой капли. Поверхностный слой каждой жидкости, — а протоплазма, по взглядам Бюкли, является именно жидкостью, — находится в состоянии так называемого

поверхностного натяжения, сила коего зависит от свойств жидкости и от формы ее поверхности. Чем выпуклее, напр., поверхность, тем сильнее поверхностное натяжение. Допустим, что, под влиянием надавливания в данном пункте поверхности, одна или несколько ячеек лопнут. Находящийся внутри их сахарный или поташный раствор вытечет на поверхность капли и данный пункт поверхности ее будет покрыт уже не маслом, а этим раствором, т.-е., иначе говоря, условия поверхностного натяжения при этом изменятся. Поверхностное натяжение этого места будет, в силу свойств раствора, менее, чем в других частях капли. Так как внутренние пузырьки испытывают со стороны поверхностного натяженного слоя некоторое давление, то они, естественно, устремятся туда, где это давление меньше, т.-е. образуется ток ячеек изнутри к данному пункту, приводящий к образованию бугорка, или псевдоподии, на этом месте. Это движение может вызвать разрыв новых ячеек и т. д. — в результате перемещение всей массы капли в данном направлении.

По мнению Бюкли, подобное же явление происходит и в живой протоплазме, где стимулирующей причиной является местное раздражение, вследствие внешних воздействий или внутренних изменений¹⁾. Таким образом внешнее или внутреннее, в силу происходящих в теле

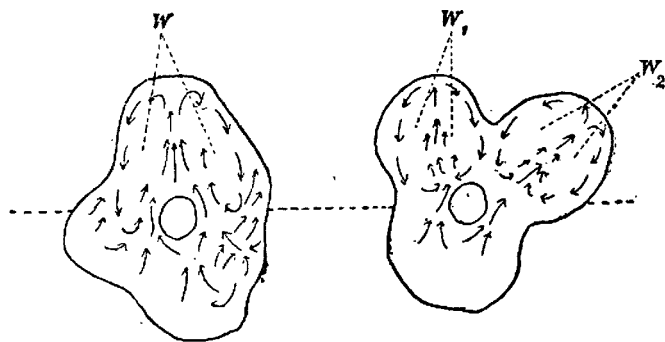


Рис. 11. Схематическое изображение простого (W) фонтановидного тока в теле амёбы, приводящего к образованию псевдоподии, и двойного тока (W_1 , W_2), приводящего к образованию двух псевдоподий. По Румблеру.

амёбы процессов, раздражение вызывает ток протоплазмы в данном направлении, который сравнивают с фонтаном и, который, при продолжающемся его действии, приводит к образованию псевдоподии и, наконец, перемещению (рис. 11). Иногда можно наглядно наблюдать именно такое образование псевдоподий у амёб. Тело их, как и всех простейших, состоит из двух слоев: наружного, более плотного и светлого — эктоплазмы, и внутреннего, более жидкого и зернистого — энтоплазмы. Можно видеть иногда (рис. 12) перед образованием псевдоподии, что эктоплазма разрывается, и зернистая энтоплазма вытекает на поверхность в виде бугорка, который постепенно увеличивается. Оказавшаяся под бугорком эктоплазма уподобляется постепенно энтоплазме и становится неотличимой от нее, а поверхностные слои вытекшей наружу энтоплазмы под влиянием действия окру-

¹⁾ Чтобы наглядно представить себе значение поверхностного натяжения для движения, каждый может легко произвести следующий описанный Бернштейном (1906) опыт. Взяв 20% по объему раствор азотной кислоты (или серной), надо погрузить в нее крупную каплю ртути и кусочек двуххромовокислого кали. При приближении капли к кусочку она устремляется к нему, толкает его и иногда охватывает кругом.

жающей среды, наоборот, делаются прозрачными вследствие отхождения зернышек внутрь и превращаются в эктоплазму. Если появляются два расходящиеся под некоторым углом фонтановидных тока (рис. 11), то и образуются две псевдоподии. Если уменьшенное поверхностное натяжение на вершине псевдоподии исчезает, то движение останавливается; если же условия уменьшенного давления будут продолжать существовать, то постепенно вся протоплазма передвинется в этом направлении.

Отметим, однако, что, хотя эти соображения Бюкли касательно причин движения сыграли весьма плодотворную роль в развитии вопроса, теперь они имеют лишь историческое значение. Во-первых, различные формы движения клеток (амёбoidное и при помощи жгутов или ресниц) могут, как мы видели (стр. 34), переходить одно в другое, и объяснение движения должно быть общим для всех его форм. Между тем теория Бюкли, при применении ее для объяснения движения при помощи ресниц

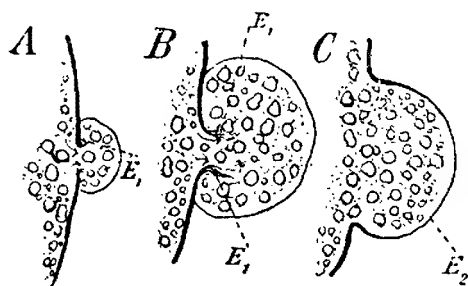


Рис. 12. Образование псевдоподии у *Amoeba blattae*: А — прорыв эктоплазмы наружу через слой эктоплазмы E_1 ; В — дальнейшее выходение эктоплазмы; С — образование новой эктоплазмы (E_2). По Румблеру.

или жгутов, испытывает еще большие затруднения, чем при объяснении движения амёбoidного. Так к движению при помощи жгутов теперь пытаются применить принцип парового винта (Lazar, 1913). Во-вторых, существует другое воззрение на амёбoidное движение и притом более приложимое к объяснению всех вообще форм клеточного движения, а именно амёбoidное движение рассматривается как результат сокращения и растяжения (точнее расслабления) отдельных гипотетических частиц, составляющих протоплазму (инотамы Энгельмана, 1879, и др.). При этом воззрении изменение формы клетки сводится к изменению формы единиц, ее составляющих.

Кроме вышеописанных опытов был произведен ряд попыток получения т.-наз. искусственных клеток. Наибольшего успеха достиг в этом отношении Геррера (Herrera, 1902), который полагал, что метафосфорный кальций не только дает возможность наблюдать формы, напоминающие организмы, но и составляет основной элемент протоплазмы, являясь главным субстратом жизненных явлений, тогда как роль органических веществ второстепенная. Конечно, это воззрение мало вяжется с современными представлениями физиологической химии, но опыты Геррера все-таки заслуживают внимания. Если взять каплю метафосфорного кальция, полученного действием метафосфорной кислоты на соли кальция, и поместить ее в слабый раствор поваренной соли, то она принимает форму шарика или амёбы, в котором можно заметить вакуолы, зернистости, делящиеся в слетающиеся в цепочки и сети, и одно или несколько ядер, окрашивающихся метиловой зеленью. При получении метафосфорного кальция из углекислой извести образуется медленно меняющий форму и иногда делящийся плазмодий. Некоторое подобие клеток с ядром наблюдали в каплях различных растворов Шрён (Schrön, 1899). Ледюк (Leduc, 1902, 1903, 1905, 1912) и др. Ледюк, а также Инзеганг получили подражания, напоминающие фигуры, наблюдаемые при делении ядра в клетках и получившие название каркиоклеточных (см. главу II). Обыкновенно все эти явления обуславливаются процессами диффузии и каркиоклеточности от разницы в концентрации раствора в различных частях капли и стоят

еще более далеко, чем искусственные амёбы Бюкли, от того, что наблюдается в живой клетке. Все эти образования, как и полученные Бёрке (Burke, 1903, 1906), при действии радия на желатин, микроскопические делящиеся «радиобы», коих появление, по Рамсею, обуславливается проникновением эманации радия в желатин, интересны только по своему внешнему сходству с организмами.

Румблер (Rumbler, 1902, 1909, 1911) пошел дальше в своих опытах: он пытался воспроизвести в каплях тех или других жидкостей явления принятия пищи, удаления

Воспроизведе-
ние амёбид-
ного питания и
некоторых дру-
гих явлений по
Румблеру.

отбросов, образования сократимых вакуол и раковинок. При захватывании пищи амёбами возможны два главных случая: или амёба, так сказать, обливает пищевой комок своим телом, при этомдвигающимся по направлению к комку (рис. 13), или же амёба, достигнув своей псевдоподий постороннего тела, как бы втягивает его, причем амёба не совершает поступательного движения (Rumbler, 1910). Точно так же захватывают добычу своими длинными ветвистыми псевдоподиями раковинные корисножки, при чем иногда протоплазма псевдоподий охватывает добычу кругом, и переваривание совершается вне раковины, а иногда добыча втягивается внутрь раковинки (рис. 15). Если амёба имеет дело с весьма длинным и гибким телом, напр., с личинчатой водорослью, то, захватив его, она неоднократно складывает свое тело вместе с водорослью и, путем этого постепенного складывания и слияния прилегающих друг к другу поверхностей, она свертывает водоросль в клубочек (рис. 16). В первом случае, при захватывании добычи путем обливания, в месте соприкосновения постороннего тела с поверхностью амёбы образуется область



Рис. 13. Заглатывание амёбой пищи (водоросль); амёба движется справа налево. Из Ферворна.

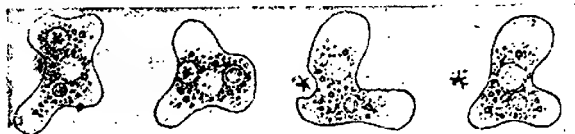


Рис. 14. Извержение амёбой неперевавшихся остатков; амёба движется слева направо. Из Ферворна.

пониженного поверхностного натяжения (рис. 17), что и вызывает образование по бокам этого тела, там где протоплазма не встречает препятствий, псевдоподий, охватывающих постепенно тело до полного его обливания протоплазмой амёбы¹⁾. При захватывании добычи путем втягивания, процесс возвращается в силу тех же физических законов молекулярного сцепления и притяжения, в силу которых стеклянная или деревянная палочка втягивается каплей воды или водой, заключенной в капиллярной трубке, вопреки действию тяжести. Наглядный в этом отношении эксперимент приводит Румблер; в сосуд, содержащий 80% алкоголя с плавающими в нем каплями касторового масла, погружают одним концом капиллярную трубку, содержащую хлороформ, или гвоздичное масло, или 5% раствор едкого кали. Капли масла постепенно поступают из сосуда в трубку. Если в момент соприкосновения постороннего тела с поверхностью амёбы, в данном месте частичное притяжение между поверхностными частями амёбы и посторон-

¹⁾ Впрочем, последующие исследователи представляют дело несколько иначе: по Мак-Клендону (Mc Clendon, 1912) в самом месте соприкосновения поверхности амёбы с телом натяжение, вследствие усиленного выделения угольной кислоты, повышено, а поэтому в соседних частях поверхности натяжение оказывается сравнительно пониженным (рис. 17), что и вызывает образование псевдоподий. Самое повышение поверхностного натяжения Мак Клендон приписывает увеличению проницаемости поверхностных слоев протоплазмы под влиянием угольной кислоты.

ним телом будет более, чем между тем же телом и окружающей амёбу водой, то тело войдет в массу протоплазмы. Точно так же тело, попавшее в протоплазму амёбы, подойдя к ее поверхности, может оказаться в условиях, обратных указанным, т.-е. частичное притяжение между посторонним телом и водой будет более, чем между тем же телом и протоплазмой. Тогда, по тем же физическим условиям, по коим ртутная капля выталкивает

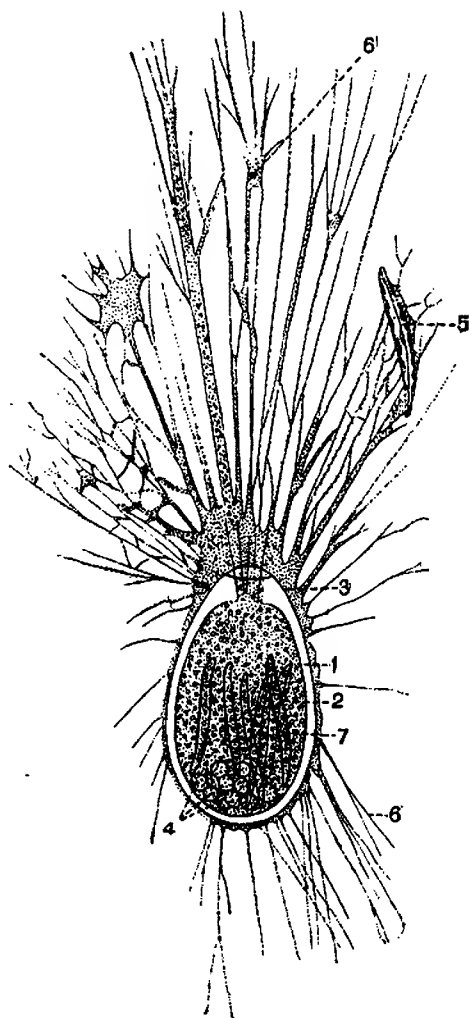


Рис. 15. Раковинная корневожка *Gromia oviformis*. 1—хитиновая раковинка; 2—протоплазма внутри раковины; 3—протоплазма, облегающая раковину снаружи; 4—несколько жер; 5—диатомовая водоросль, втягиваемая псевдоподиями; 6—пункт слияния псевдоподий; 7—перевариваемые диатомовые водоросли. По Шулце из Шинеля.

не могло при этом происходить в силу физических свойств стекла. Покуда шел процесс растворения шёлка в хлороформе, нить удерживалась каплей, а когда этот процесс оканчивался, она извергалась каплей в силу изменившихся условий сцепления, ибо сцепление между хлороформом и стеклом слабее, чем между стеклом и водой.

Однако, мы знаем, что амёба удаляет из тела и такие вещества, которые она захватила случайно, но которые никакому химическому воздействию со стороны протоплазмы

погруженную в нее стеклянную палочку; произойдет удаление этого тела из протоплазмы — испражнение, или дефекация (рис. 14). При этом опять-таки от тех же условий частичного притяжения зависит, отпадет ли тело от поверхности амёбы или останется с ним в соприкосновении, как бы прилипнет к ней. Если между захваченным телом и протоплазмой амёбы будет происходить химический обмен (при переваривании этого тела), то это уже определяет условия наибольшего сцепления между протоплазмой и телом. Обратимся теперь к попыткам воспроизведения физической стороны этих явлений. Румблер думает, что ему удалось воспроизвести описанное выше явление свертывания длинных тел, а именно (рис. 18) он приводил в соприкосновение с каплей хлороформа, погруженной в воду, ниточку шёлка и получал втягивание ниточки каплей и аналогичное закручивание ее. Но он отмечает, что в теле амёбы этот процесс идет сложнее, ибо оно представляет не однородную жидкость, но состоит из различных по консистенции слоев — энтоплазмы и эктоплазмы. В опыте с хлороформом нить шёлка, под влиянием растворяющей силы хлороформа, закручивается внутри капли. Водоросль, избегая под влиянием переваривающего действия протоплазмы, вызывает изгибание и складывание тела амёбы, одетого более упругим слоем эктоплазмы. Таким образом акт, который кажется следствием произвольных сгибаний амёбы, по Румблеру, является простым механическим следствием определенных физико-химических отношений. Чтобы воспроизвести удаление отбросов амёбой, Румблер брал стеклянную нить, покрывал ее сверху слоем шёлка и приводил ее в соприкосновение с каплей хлороформа, погруженной в воду. Нить втягивалась каплей, но закручивание, конечно,

подлежать не могут, как, напр., камешки, песчинки и т. п. Этому явлению Румблер не дает вполне удовлетворительного объяснения. Он предполагает только, что в данном случае на поверхности амёбы существуют пункты различного свойства. Один пункт, где песчинка вступила в ее тело, относится иначе к веществу песчинки, чем тот, через который она выходит. Войдя через первый пункт и в силу большого сцепления с его молекулами, она странствует по телу амёбы, пока не попадет во второй, через который выталкивается в силу меньшего сцепления с его молекулами, чем с наружной средой.

Воспроизвести сократимые вакуолы с их периодичностью, конечно, невозможно, но Румблеру удалось все-таки получить подобного рода явления.

Если смешать касторовое масло с глицерином и каплю такого вещества погрузить в спирт, то капельки глицерина будут выходить на поверхность капли, а потом наружу (рис. 19), при чем выхождение более крупных капелек будет сопровождаться их разрывом. Капли хлороформа, погруженные в воду, образуют внутри себя легкую муть, состоящую из мельчайших пузырьков. Пузырьки эти сливаются в более крупные капельки, а эти последние —

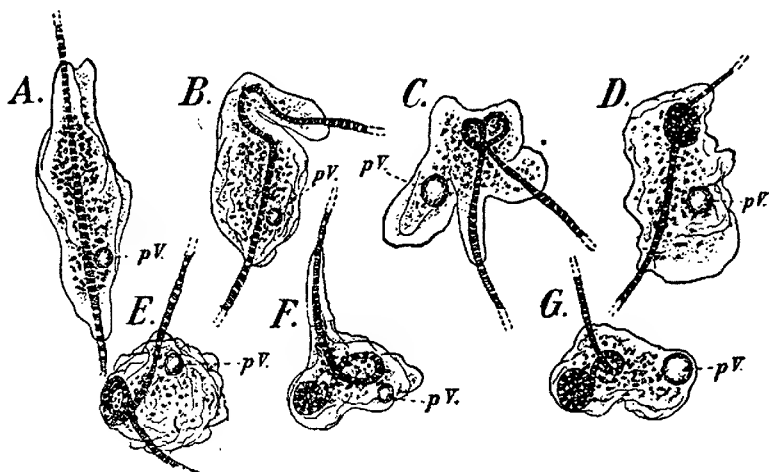


Рис. 16. Амёба (*Amoeba verrucosa*), постепенно свертывающая нить водоросли (осциллярии); pV — сократимая вакуола. По Румблеру.

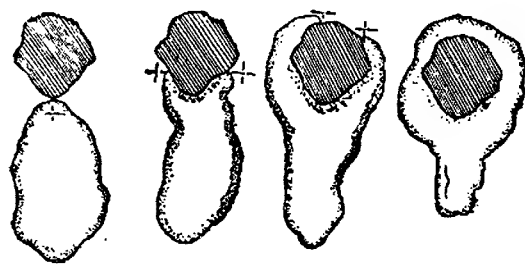


Рис. 17. Схематическое изображение захватывания пищи амёбой путем обливания; + места уменьшенного поверхностного натяжения вследствие соприкосновения с посторонним телом. Пунктирована — эктоплазма. По Румблеру.

в одну большую каплю у верхнего полюса капли хлороформа и выталкиваются наружу. Эти опыты аналогичны отдельным моментам в деятельности сократимой вакуолы. Мы видим процесс собирания отдельных пузырьков жидкости в одну большую каплю — это напоминает процесс образования сократимой вакуолы. Мы видим выталкивание капелек жидкости наружу — это напоминает опораживание вакуолы. Периодичность пульсации настоящей вакуолы объясняется тем, что вещество, которое влияет на изменение силы сцепления между содержимым вакуолы и окружающей протоплазмой, перио-

дично, угольная кислота, накапливается в вакуолах периодически, т. е. в определенные промежутки времени образуется и определенное количество этого вещества в теле амёбы¹⁾.

¹⁾ Отметим, что на яйцах асцидий, помещенных в растворе поваренной соли, Зомер (Sommer, 1905) наблюдал появление и исчезновение вакуол, причем иногда вслед за исчезновением вакуолы новая появлялась на том же месте и была такой же величины. Это искусственно вызываемое и совершенно ненормальное для яиц асцидий явление отчасти напоминает нам пульсирующие вакуолы простейших.

Многие корненожки захватывают песчинки, и, выделяя их на своей поверхности, строят из них раковину (рис. 20). Точно так же и образующиеся в теле корненожки кремневые, хитиновые пластинки, выходя на поверхность, могут остаться к ней прили-

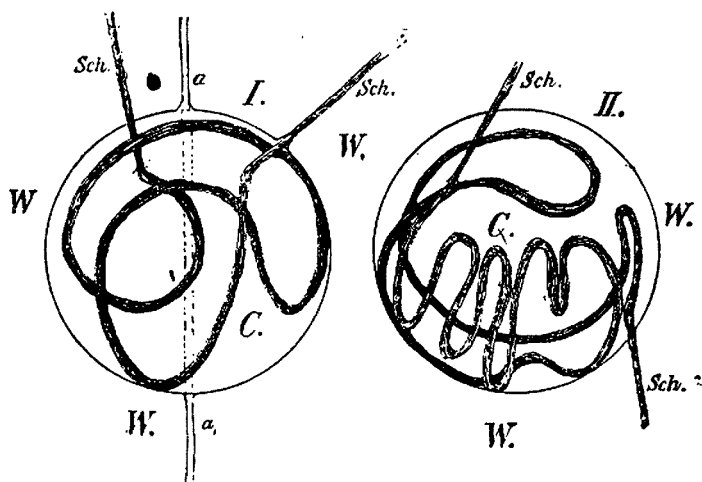


Рис. 18. Лежащая в воде (W) капля хлороформа (C) втягивает в себя полоску шеллака (Sch) и вызывает ее постепенное свертывание; a — a_1 — обозначает первоначальное положение шеллаковой нити. По Румблеру.

шими, и образовать раковину. Очевидно, что в данном случае мы имеем дело с неполным испражнением: тела эти остаются в силу условий частичного притяжения в связи с поверхностью капли.

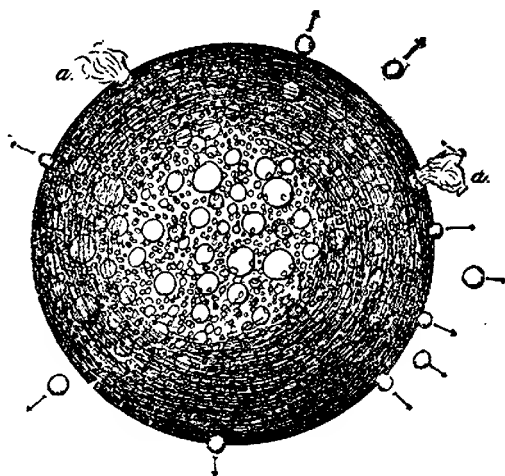


Рис. 19. Смешанная капля из касторового масла и глицерина в спирте, выпускающая мелкие и крупные (a) капли глицерина на поверхность. Крупные капли лопаются. По Румблеру.

Румблер воспроизводит это явление, взявши в пипетку хлороформа или масла и мелко раздробленного стекла. Выпущенные в воду (хлороформ) или в спирт (масло) из пипетки капельки этой смеси сейчас же покрываются на поверхности довольно правильно расположенным слоем стеклянных осколков (рис. 21) и по внешности представляют поразительное сходство с упомянутыми раковинками. При этом, манипулируя так или иначе пипеткой, Румблер придавал этим искусственным раковинкам форму и разнообразные изгибы, свойственные раковинкам различных корненожек. Еще более разительное внешнее сходство с различными более сложно устроенными раковинками корненожек получил Румблер на каплях ртути, покрывавшихся кристаллической, похожей на раковину, оболочкой в растворе хромовой кислоты. Эта сторона вопроса наиболее

разработана Румблером и, изменяя состав капель, а равно и твердый материал, он получил целый ряд таких раковин, которых образование доселе казалось загадкой.

Допустим, что многие толкования Румблера окажутся неточными или даже не верными. Так, весьма вероятно, напр., что объяснение свертывания водоросли амебой грепит пиявкой. Подобное явление наблюдается у жгутиконосцев (Keisselitz, 1903), и у инфу-

зорий (рис. 22), которые имеют особое отверстие для входа пищи и к которым это объяснение вовсе не применимо. Там свертывание водоросли есть результат наджигания на нее и поворачивания известным образом тела самой инфузории, т.е. частный случай проявления активной деятельности животного (Л. Шимкевич, 1917). При этом иногда водоросль, вследствие своей эластичности, разрывает инфузорию и освобождается на глазах наблюдателя. Таким же, вероятно, является этот процесс и у амёб. Согласимся, что во всех этих опытах мы имеем дело с отдаленным подражанием — с марионетками, изображающими живых амёб. Но все-таки значение этих опытов весьма важно. Они показывают, что некоторые процессы, кажущиеся столь загадочными, когда мы наблюдаем их в организмах, могут быть воспроизведены более простыми средствами, имеющимися под руками физика. Изучение этих упрощенных форм явлений может и должно повести к разъяснению сложных явлений, происходящих в теле высшего организма. Во всяком случае этот путь плодотворный, могущий дать вполне определенные результаты.

Едва ли не большее значение с философской точки зрения имеет сравнение живых организмов с кристаллами, при чем действительно наблюдаются поразительные аналогии.

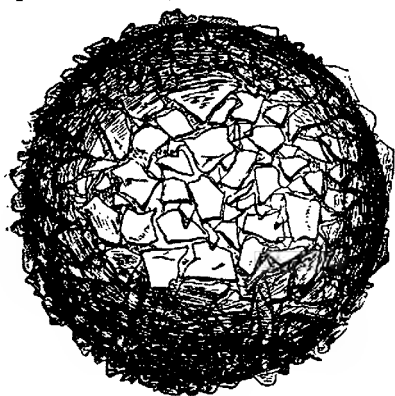


Рис. 21. Капля хлороформа в воде с образовавшейся кругом нее раковинкой из осколков стекла. По Румблеру.

не только принимающие в окружающем растворе или в расплавленной массе определенную форму, но и обладающие определенными оптическими свойствами по отношению к поляризованному свету. На этих кристаллах наблюдается целый ряд явлений, напоминающих жизненные процессы. Так многовидные (имеющие обкладку из другого вещества) кристаллы принимают форму удлинённых капель или цилиндров, растут в длину, при

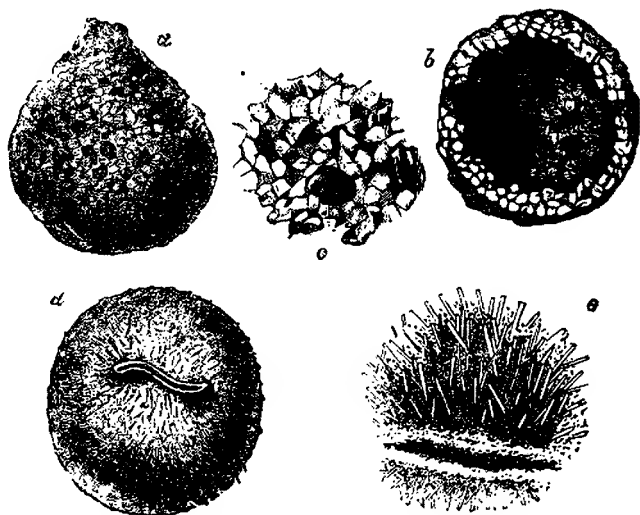


Рис. 20. Корненожки, строящие раковинки из песчинок: *a*—*Saccaminina*; *b*—она же в разрезе; *c*—часть ее более увеличенная; *d*—*Pilulina* (видна щель для выхода псевдоподий); *e*—часть ее же, более увеличенная. Из Шиплея.

Так, недавно было обращено внимание, между прочим Раубером (1895—1896), на регенерацию кристаллов — явление, напоминающее восстановление утраченных частей живыми организмами (см. главу VIII). Обточенный кристалл снова принимает свойственную ему форму, если его поместить в насыщенный раствор того же вещества, и при этом поврежденные части растут гораздо быстрее, чем остальные места поверхности кристалла. При этом, по Прибраму, поведомому, иногда происходит не только отложение новых слоев на поверхности кристалла, как это обыкновенно имеет место при росте кристаллов, но и перегруппировка частей кристалла, подобная той, которая иногда наблюдается при регенерации животных (так называемый морфаллаксис; см. главу VIII). Леман (Lehmann, 1904 и 1906) исследовал так называемые жидкие кристаллы. Это капли жидкостей сложных органических соединений,

Сравнение клеток с кристаллами и живой природы с мертвой.

нерегулярном росте сгибаются, червеобразно движутся и закручиваются кругом себя, а иногда принимают форму шара и делятся на две или большее число частей. Другие кристаллы тоже принимают шаровидную форму, образуют маленький выступ, или почку, которая также принимает шаровидную форму и отделяется. Оба эти явления напоминают размножение клеток делением и образованием почек (см. главу II). Кристаллы олеиново-кислого аммиака и другие могут сливаться попарно (рис. 23) или по нескольку и напоминают нам процесс слияния у одноклеточных животных (так называемая копуляция; см. главу II) или наблюдаемое иногда слияние яиц и зародышей (см. главу VII). А иногда такие двойники принимают удлинненную, напоминающую бактерий форму и снова делятся (рис. 24).

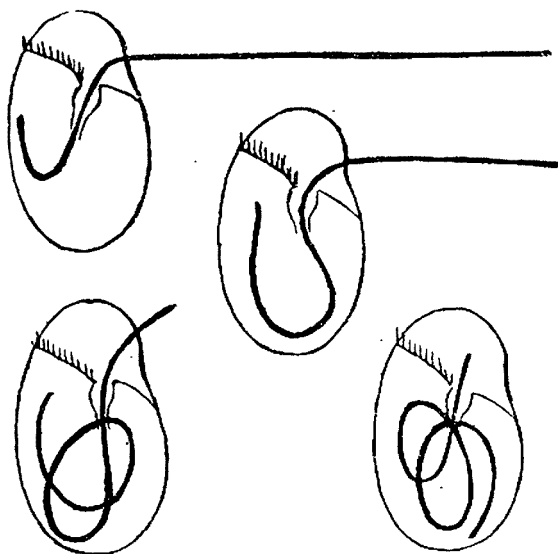


Рис. 22. Инфузория *Nassula*, которая медленными поступательными и вращательными движениями заглатывает нитчатую водоросль. По Л. Шимкевич.

Конечно, кристаллы, говоря вообще, отличаются постоянством формы и однородностью образующих их частиц, тогда как в клетках форма изменчива, а образующие частицы всегда разнородны (Przibram, 1906). Но жидкие кристаллы, особенно не совсем однородного состава, как мыловидные; уже обладают изменчивостью формы, а главное способностью к размножению.

Мертвая материя, по мнению физиков, тоже не чужда приспособляемости. На внутреннее сжатие тела, ведущее к уменьшению объема, тело реагирует нагреванием, т. е. стремлением к расширению. Но все тела, которые расширяются при охлаждении, как вода между 1° и 4° , при сжатии охлаждаются, т. е. точно так же отвечают стремлением к расширению. Можно подобрать целый ряд примеров, показывающих, что при воздействии внешних причин, изменяющих объем, длину, концентрацию, состояние (твердое, жидкое, газообразное), состав тела и т. п., в теле происходят такие изменения, которые стремятся уменьшить результат внешнего воздействия (сообщено О. Д. Хвольсоном).

Конечно отыскать в мертвой природе явление, аналогичное историческому основанию психических явлений (стр. 38), или памяти, невозможно, но все же указывают на явление намагничивания и на некоторые другие. Нагретый и охлажденный желатин обладает, напр.,

иными осмотическими свойствами, чем просто холодный. Таким образом с принципиальной точки зрения разница между явлениями живой и мертвой природы вовсе не так велика, как утверждают виталисты. Но есть и еще одно соображение, которое сближает оба эти круга явлений: Оствальд обращает внимание на то, что механизм не объясняет

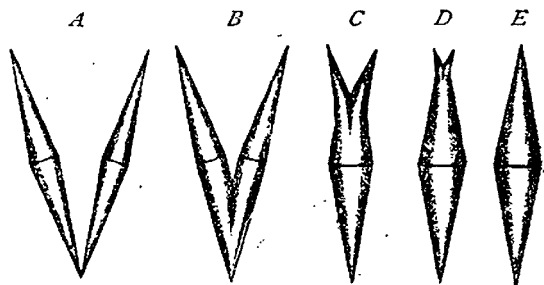


Рис. 23. А—Е.—Последовательные стадии слияния двух жидких кристаллов олеиново-кислого аммиака. По Леману.

нагретый и охлажденный желатин обладает, напр., иными осмотическими свойствами, чем просто холодный. Таким образом с принципиальной точки зрения разница между явлениями живой и мертвой природы вовсе не так велика, как утверждают виталисты. Но есть и еще одно соображение, которое сближает оба эти круга явлений: Оствальд обращает внимание на то, что механизм не объясняет

не только живых явлений, но он не объясняет и некоторых явлений мертвой природы, т.-е. природы вообще (Jennings, 1912). Мы возвращаемся таким образом, в конце концов, к общему вопросу о пределах наших знаний.

Какой же вывод мы должны сделать относительно двух борющихся воззрений: механического и виталистического? Если взглянуть на вопрос исторически, то мы видим, что многие явления, считавшиеся объяснимыми только с виталистической точки зрения, на деле получили объяснение на почве физических и химических законов. Но вместе с тем возникают новые проблемы, которые современникам кажутся тоже объяснимыми лишь с точки зрения витализма.

Заключение.

Наиболее отвечает этому историческому ходу науки взгляд Вирхова, который на месте жизненной силы ставит некоторый x , но считает этот x за особую форму энергии, непонятную нам лишь временно. Можно пойти еще дальше. Конечно, по мере развития науки неизбежно вслед за разрешением тех вопросов, которые теперь нам кажутся неразрешимыми, возникнут новые «мировые загадки», а за ними еще новые, и так будет до тех пор, пока будет работать человеческая мысль, ибо наука — бесконечна. Иначе говоря, содержание этого x будет постоянно меняться, но все-таки x останется

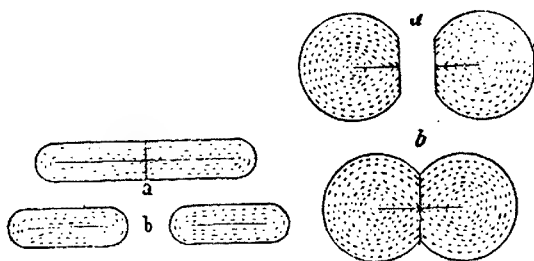


Рис. 24. Жидкие кристаллы. Пунктиром намечено расположение мельчайших частиц, их составляющих. Справа слияние двух шаровидных кристаллов уплощенными сторонами в один (а и b), потом принимающий палочковидную форму. Слева следующее за этим деление палочкообразного кристалла (а и b). По Леману.

всегда — и притом не только в области понимания живых явлений, но и в сфере понимания природы вообще.

Механизм и витализм — это скорее две точки зрения, до известной степени одна дополняющая другую. Если механизм заставляет нас стремиться к сведению сложных живых явлений к более простым физико-химическим, то витализм указывает нам, куда должны быть обращены наши усилия и где предстоят наибольшие трудности. На деле даже нельзя упрекать виталистов в том, что они ставят научное исследование на почву безнадежных и бесплодных усилий. Как механисты, так и виталисты в своих исследованиях применяют одни и те же методы и приемы. Разница сказывается лишь в направлении самого исследования и в понимании весьма отдаленных от прямой цели исследования и притом гипотетических заключений.

ГЛАВА ВТОРАЯ.

КЛЕТКА И ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ.

Составные части клетки. — Протоплазма и гипотезы относительно ее строения. — Ядро и центрозома. — Пластозомы и т. п. части клетки. — Высшая степень дифференцировки клетки, достигаемая некоторыми простейшими. — Двойственность ядра. — Разделение функций в клетке. — Физиологические и психологические свойства клетки. — Размножение клетки. — Объяснение и искусственное воспроизведение непрямого деления клетки. — Влияние условий на размножение. — Конъюгация, копуляция и т. п. процессы. — Чередующееся размножение у простейших. — Половой процесс и смерть.

Составные
части клетки.

Мы не будем распространяться о форме и величине клеток. Разнообразие форм поистине громадно и достигается оно не только изменением диаметров

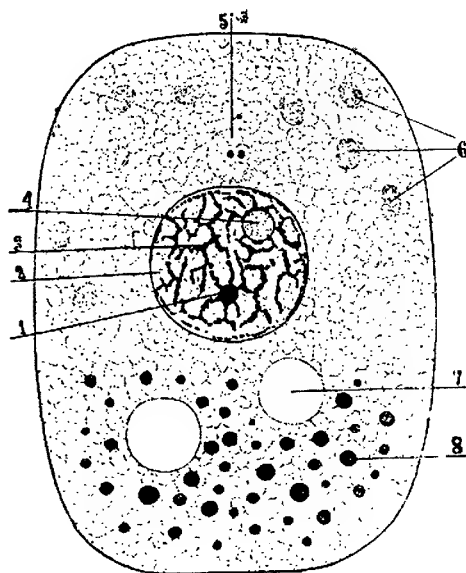


Рис. 25. Схематическое изображение клетки. Протоплазма, заключающая в себе различные отложения (6 и 8), вакуолы (7), центрозома с двумя центриолами (5), ядро, в косм видны хроматиновая (3) и лининовая (2) сеть, плазмозома (4) и карпозома (1). По Уильсону.

тела клеток, но и образованием различных отростков. С этими особенностями клеток мы отчасти познакомимся при изучении тканей. Отметим только, что в иных случаях форма клетки является неизбежным результатом ее строения и потому является постоянной, тогда как в других случаях форма клетки в значительной мере может зависеть от условий механического давления, при которых находится клетка. Величина тоже варьирует от очень малой до такой, что клетка легко может быть наблюдаема невооруженным глазом или достигать величины горошины и более, примером чего могут служить некоторые просто устроенные яйца различных животных, морфологически, обыкновенно, представляющие собой одну клетку. Для нас важно установить схему клетки (рис. 25).

Мы уже знаем главные существенные части клетки: протоплазму и ядро (nucleus), а так как ядро представляет собой в сущности такую же протоплазму, как и вся клетка, то Страсбургер предложил эти части называть цитоплазмой, или клеточной плазмой, и кариплазмой, или ядерной плазмой. Подобно протоплазме самой клетки, протоплазма ядра обладает раздражимостью и подвижностью. Неоднократно было наблюдаемо, что ядро выпускает амебоидные отростки и перемещается внутри клетки. Такие движения могут быть вызваны, напр., в ядре яиц асцидий

действием раствора поваренной соли (Sommer, 1905). Кроме ядра в клетке наблюдается еще особое образование—центрозома (рис. 25 и 29). По аналогии с органами высших животных отдельные физиологически деятельные части клетки получили название органелл, или органоидов.

Очень часто, хотя далеко не всегда, клетка бывает одета оболочкой, у животных азотистой, у растений клетчатковой. Оболочка животных клеток, называемая кутикулярной, нередко образует утолщенную каемку на той стороне, которой клетка обращена наружу или в полость органа. Обратимся теперь к рассмотрению строения всех этих частей.

Относительно строения протоплазмы существует целый ряд гипотез, но мы не можем считать ни одну из них доказанной. Наиболее старое представление, по которому протоплазма является состоящей из жидкого, однородного вещества, в котором включено большее или меньшее число зернистостей, оставлено большинством. Почти все новейшие гипотезы сходятся в одном пункте, что вещество протоплазмы двояко: одно более жидкое, другое более плотное, но относительно того, какое расположение представляет это последнее, все расходятся. Гейцман (Heitzmann, 1873) и за ним Лейдиг (Leydig, 1885) принимали, что это вещество представляет губчатую или сетчатую массу, при чем более жидкая часть выполняет ячеек этой сети. Губчатая масса получила название спонгиоплазмы (Spongia—губка), а более жидкая—гиалоплазмы (прозрачной плазмы).

Строение
протоплазмы.

Однако, эту гипотезу сменила скоро другая, высказанная Купфером (Kupffer, 1875) и развитая Флеммингом (Flemming, 1882). Отдельные перекладины губчатой массы, по этой гипотезе, явились вполне самостоятельными пучками волокон, или фибрилл, и вообще плотное вещество протоплазмы по этой гипотезе является в виде отдельных сократимых фибрилл, между которыми и находится межфибрилярное жидкое вещество, отличающееся по составу от фибрилл и соответствующее гиалоплазме предыдущей гипотезы. За гипотезой фибриллярного строения последовало развитие гипотезы зернистого или гранулярного строения, высказанной впервые Маджи (1868), но развитой и разработанной Альтманом (Altmann, 1882, 1893), а за ним Гейденгайном (Heidenhain, 1894), Рейнке (Reinke, 1894), Лукьяновым и др. Основное положение этой гипотезы то, что вся протоплазма составлена из зернистостей, или гранул. Зернистые включения наблюдались и наблюдаются легко, но ни одна гипотеза не придавала им такого всеобъемлющего значения. Присутствие мелких зернышек, микрозом, прилегающих к плотной субстанции, допускали и прежние гипотезы. В погоне за изысканием гранул Альтман не раз впадал в ошибки и, может быть, принимал за гранулы искусственно полученные образования, но многие данные, добытые им и его последователями, заслуживают серьезного внимания. Гранулярное строение, согласно этой гипотезе, свойственно не только более плотному веществу протоплазмы, и не только фибрилла есть не что иное, как сочетание гранул, но гранулярное строение присуще и более жидкому межгранулярному веществу протоплазмы, при чем в последнем случае гранулы так мелки, что недоступны нашему наблюдению. Альтман считает гранулы за те элементарные

организмы, к признанию которых пришли биологи теоретически, а равно полагает, что гранулы, подобно клеткам, могут образоваться только размножением ранее существовавших гранул путем деления (стр. 25).

Наконец Альтман, повидимому, ошибочно предположил, что гранулы представлены в природе бактериями и что клетка представляет не более, как комплекс или колонию бактериевидных организмов. Мы видели (стр. 26), что бактерий надо сравнивать с целой клеткой. Позднейшие наблюдатели пытались различить несколько сортов зернистостей, и, смотря по тому, какими красками они окрашиваются, назвали их эозинфильными, цианофильными и т. д., но к вопросу о значении всех этих образований мы еще вернемся ниже (стр. 71).

Позднейшей по времени является гипотеза Бюкли (1892 и 1899), или гипотеза ячеисто-пенистого строения протоплазмы. Уже из того, что изложено выше (стр. 42), ясна ее сущность, и нам остается дополнить лишь частности.

Действительно, Бюкли и его ученикам удалось обнаружить ячеистую структуру в протоплазме многих клеток, а равно следы ее и в производных протоплазмы, как кутикула, хитин, клетчатка и т. п. неклеточных составных частях организмов ¹⁾. Повидимому, ячеистая структура представляет чрезвычайно постоянное явление у простейших.

У последних на периферии (рис. 10) всегда замечается слой более высоких ячеек, названный альвеолярным. Образование его обуславливается, конечно, иными условиями взаимного давления, в которых эти ячей находятся. Такое же расположение ячеек замечается около вакуол и скоплений жидкости в протоплазме. Такой же слой замечается по периферии капель искусственных ячеисто-пенистых смесей, о которых была речь выше. Если ячей очень мелки, то самые сильные увеличения позволяют нам различить лишь только пункты соприкосновения трех соседних ячеек в виде мельчайших точек, а стенки ячеек недоступны нашему наблюдению. Тогда протоплазма делает впечатление мелкозернистой. Если ячей очень вытянуты, то соприкасающиеся стенки соседних вытянутых ячеек могут образовывать волокна, и волокнистое строение есть не более, как видоизменение ячеистого. В ячейках такой сети могут залегать различные зернистости, но их роль второстепенная. В пользу своей гипотезы Бюкли приводит вышеописанные опыты над движением капель ячеисто-пенистых смесей (стр. 42), но мы видели, что это движение едва ли сравнимо с движением простейших животных. Против его гипотезы говорит принимаемое современными биологами представление о клетке, как о комплексе отдельных биологических единиц. Понятие о такой единице скорее применимо к зернистости, нежели к ячейке. Затем, даже в понимании самого Бюкли в его гипотетическую схему строения протоплазмы все-таки не укладываются все составные части

¹⁾ Потом Бюкли (1900) пытался обнаружить ячеистую, или точнее зернисто-ячеистую структуру в телах неорганического происхождения и рассматривает зернисто-ячеистую структуру этих тел, как видоизменение ячеистой вследствие удаления воды из ячеек и превращения их содержимого в скопление зернистостей.

клетки. При применении этой схемы к ядру он допускает существование зернистостей в перекладинах сети, и притом допущение это приходится сделать как раз для важнейшей части клетки — хроматина (стр. 58).

В виду такого разногласия Фишером (Fischer, 1899) был высказан взгляд, что все эти гипотезы односторонни, и что протоплазма полиморфна, т.-е. может иметь различное строение. По Фишеру, на самом деле протоплазма гомогенна и бесструктурна, каковой она и является на поверхности клетки. Зернистая, волокнистая и сетчатая структуры одинаково могут быть свойственны протоплазме. Они являются лишь видимым выражением происходящих в ней химических процессов и обусловлены главным образом свертыванием белка. Ячеистая структура получается через свертывание белка и последующее растворение в медленно действующих растворителях. Фишер получил на растворах белка, впрыснутых в бузину сердцевину и потом затвержденных действием реактивов, различные картины, сходные с зернистой, волокнистой и губчатой структурой протоплазмы, но, конечно, искусственное получение различных структур отнюдь еще не говорит против существования их, как естественного выражения строения протоплазмы.

Переисследование строения плазмы простейших, в частности амёб (Giersberg, 1921), приводит к заключению, что и у них плазма может быть гомогенной, или походить на эмульсию (эмульсоидной), или ячеистой, но последняя структура обуславливается физиологическим состоянием плазмы в зависимости от среды. Не рассосавшаяся в плазме вода и образует содержимое ячей. Вообще же плазма представляет смесь коллоидов разной растворимости.

Наконец, применение ультра-микроскопического исследования показало, что живая протоплазма, как и раствор альбумина, а также и другие коллоидальные растворы и эмульсии, представляет жидкое вещество, в котором находятся мельчайшие зернистости, находящиеся в состоянии т. наз. броуновского движения. Если мы протоплазму и раствор альбумина будем подогревать или действовать на них некоторыми реактивами, то зернистости начинают склеиваться в более крупные расположенные цепочками группы, еще сохраняющие способность к броуновскому движению, но потом размер отложений увеличивается, вследствие присоединения новых зернистостей, образуются хлопья, и происходит окончательное свертывание белкового вещества. Сходные явления наблюдаются и при умирании протоплазмы.

На основании этих фактов можно думать, как это высказал впервые Гарди, что протоплазма представляет смесь белковых веществ разной растворимости, находящихся в коллоидальном состоянии и способных к прижизненному свертыванию.

Если это так, то вытекает вопрос: те зернистости, волокна и т. п. образования, которые мы видим при искусственной обработке протоплазмы, не представляют ли, действительно, образований хотя бы отчасти искусственных. Однако, надо думать, что видоизменение протоплазмы из коллоидального состояния в зернистое, волокнистое и ячеистое может обуславливаться и вполне естественными процессами свертывания, вызываемого про-

исходящими в ней физиологическими процессами. Отрицание же существования в живой протоплазме всех этих структур едва ли возможно.

Строение ядра.

Сообразно с различием во взглядах на строение протоплазмы, существует такое же разногласие относительно строения ядра. Форма и величина ядра весьма различны. Хотя в большинстве случаев ядра имеют округлую форму, но встречаются ядра в виде жгута, четковидные, разветвленные

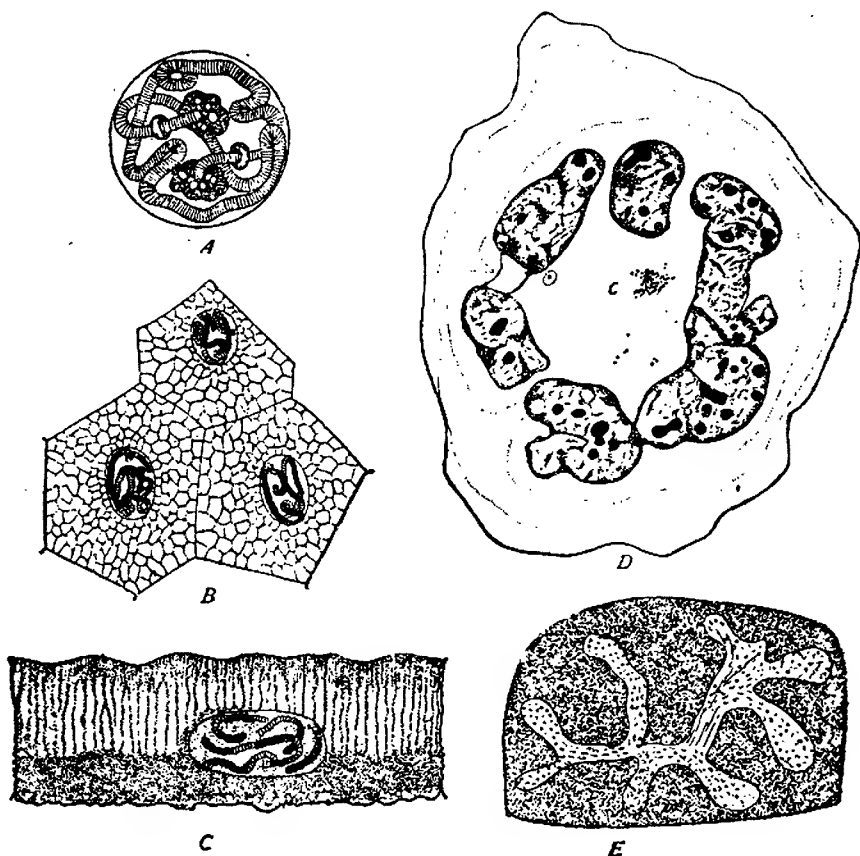


Рис. 26. А — ядро в клетке слюнных желез мотыля (личинки двукрылого *Chironomus*), содержащее жгут, составленный из хроматиновых и ахроматиновых дисков и заканчивающийся двумя ядрышками; В — клетка со спиральным жгутиковидным ядром из кишечника личинки двукрылого (*Ptychoptera*); С — такая же клетка собоку; D — гигантская клетка костного мозга кролика с лопастным ядром; E — клетка придаточных желез (сериктерий) личинки бабочки-капустницы (*Pieris*). Из Уильсона.

ные и т. п. Своеобразные формы ядер наблюдаются у простейших (рис. 27) и в железистых клетках, разветвленные ядра которых настолько иногда велики, что легко заметны простым глазом (рис. 26, E). Иногда клетка может содержать несколько ядер, как, напр., гигантские клетки костного мозга (миелоциты), содержащие или одно то кольцевое, то лопастное большое ядро, или по нескольку ядер (рис. 26, D), а также некоторые простейшие (рис. 28) и т. п. Но в большинстве случаев наблюдается одно ядро в клетке. Как показал Р. Гертвиг (1903), между величиной ядра и величиной клетки

или, точнее, между количеством ядерного вещества и количеством плазмы, существует некоторое соотношение («Kernplasmarelation»), необходимое для правильного функционирования клетки. Нарушение этого соотношения в ту или другую сторону ведет и к нарушению жизненных отправления клетки. Поэтому существует в клетках тенденция к восстановлению этого соотношения. Так, при голодании многоядерных организмов, напр. солнечника *Actinosphaerium* и инфузории *Dileptus*, сопровождающемся уменьшением количества плазмы, происходит и весьма значительное уменьшение числа ядер: из нескольких сотен у первого остается 1—2, а из 1000 и более у второй — 50—100. С процессами, имеющими такое же значение, мы еще встретимся.

Ядро состоит из различного рода протеиновых веществ, из коих главнейшее место принадлежит окрашивающемуся основными анилиновыми красками (базофильному) хроматину или, точнее, нуклеину. Типичный нуклеин

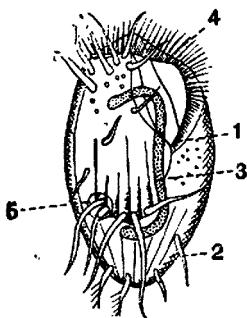


Рис. 27. Свободно живущая инфузория—*Euplotes patella*. 1—спирально изогнутое и снабженное более длинными ресничками (4) углубление, ведущее ко рту; 2 — более крупные реснички; 3 — удлинненное ядро; 5 — сократимая вакуола. По Бюкли.



Рис. 28. *Opalina ranarum* — паразитическая инфузория, живущая в клоаке лягушки, лишенная ротового отверстия и имеющая вместо одного много ядер (1); 2 — поверхностный слой с ресничками. Из Шяпля.

представляет собой соединение белка с богатой фосфором нуклеиновой кислотой. Но вообще состав ядер непостоянен. Может быть, некоторые ядра, напр., ядра живчиков, состоят из одной нуклеиновой кислоты, но в большинстве случаев отношение между фосфором и белком в различных ядрах может быть различно, и, вероятно, то, что мы называем хроматином, не является веществом постоянного состава в этом отношении. Нуклеины, весьма бедные фосфором и богатые белком (напр., казеин), встречаются и в протоплазме. Надо думать, что хроматин может видоизменяться в протоплазму и обратно.

В некоторых случаях ядро является в виде сплошной компактной хроматиновой массы, напр., в живчиках, но чаще оно позволяет различать определенную структуру.

Во-первых, можно отличить (рис. 25) ядерную оболочку, состоящую из вещества, окрашивающегося, как и протоплазма, кислыми анилиновыми

красками (оксифильного), и такое же жидкое содержимое ядра, которое представляет бесструктурную на первый взгляд массу и называется ядерным соком. Плотное содержимое ядра представляет собой сеть особого, слабо красящегося вещества — линина, тоже, подобно протоплазме, окрашивающегося кислыми анилиновыми красками. На удобных для наблюдения объектах можно видеть, что хроматиновые (нуклеиновые) крупинки залегают внутри лининовых перекладин. Кроме того, в лининовых перекладинах в ядре залегают одно или несколько телец — ядрышек (*nucleoli*). Состав ядрышек весьма варьирует: иногда они начисто состоят из пластины, вещества, подобно протоплазме, окрашивающегося кислыми красками, а иногда содержат значительную примесь хроматина. В первом случае им дают название плазмозом, и во втором — кариозом. Последние получают преобладающее значение у простейших и иногда заключают в себе весь хроматин ядра.

Число ядрышек может быть различно: иногда бывает одно или несколько, нередко их бывает очень много, а иногда их вовсе нет. Они могут появляться, сливаться, исчезать и появляться снова, что и имеет место при делении клеток (см. ниже).

Мы видели, что нуклеин принадлежит к веществам энергично красящимся — хроматиновым или хроматофильным, а прочие вещества ядра — линин, ядерный сок, ядерная оболочка относятся к слабо красящимся веществам — ахроматиновым. Обыкновенно окрашивание обнаруживается при погружении убитых действием какого-нибудь реактива клеток в краску. Но иногда наблюдается прижизненное окрашивание. Так ядра некоторых простейших окрашиваются красной нейтральной краской (Prowazek, 1898). На яйцах одного головоногого моллюска удалось получить при помощи метиленовой синьки прижизненное окрашивание ядра, при чем красились ядра клеток, находившихся в процессе питания (усвоения желтка) (Шимкевич, 1898 и 1900). Белоусов (1902) обнаружил прижизненное окрашивание ядер различными красками у целого ряда форм, напр., в клетках покровов и в мышцах ракообразных (метиленовой синькой) и др.

Бючли и его школа рассматривает ядро как совокупность ячеек линина, содержащих внутри ядерный сок, при чем между ячейками залегают хроматиновые зернистости (хромиды). Исследователи, стоящие на почве гранулярной теории, принимают, что ядро все состоит из зернистостей. По Гейдеггайну, главное содержимое ядра состоит из хроматиновых зернистостей, красящихся основными анилиновыми красками (базофильных) и названных им базихроматиновыми, и кроме того из оксихроматиновых зернистостей, красящихся, подобно протоплазме, кислыми анилиновыми красками (оксифильных) и видимых вообще лишь при известных условиях обработки. Первые богаче фосфором и встречаются только в хроматиновом веществе, будучи заложены в нити лининовой сети, а вторые более богаты белком и встречаются как в хроматиновом, так и в ахроматиновом веществе, будучи тоже включены в нити еще более мелкой сети лининового вещества, выполняющего ячейки первой более крупной сети, без специальной обработки кажущиеся заполненными гомогенным ядерным соком. Как ядерному соку,

так и оболочке и веществу ядрышек, имеющим точно такое же, как мы видели, сродство с кислыми красками, также приписывают зернистое строение.

Мы рассмотрели строение, свойственное большинству ядер, находящихся в состоянии покоя, т.-е. не находящихся в процессе размножения, но иногда распределение хроматинного и ахроматинного вещества представляет иное расположение. Так, встречаются ядра, в коих хроматин расположен в виде жгута (рис. 26, В, С). В ядрах клеток слюнных желез личинки одного двукрылого (*Chironomus*), известной под именем мотыля, жгут состоит из чередующихся более светлых и более темных дисков и заканчивается двумя ядрышками (рис. 26, А). Светлые диски, считающиеся ахроматиновыми, по Фаусеку (1912), состоят из оксихроматина, а темные, считающиеся хроматиновыми, из центральной базихроматиновой части и периферической оксихроматиновой. Точно также оба эти вещества обнаружены и в ядрышках. Жгутикообразная форма свойственна хроматину во время деления ядра, как увидим ниже. Но все эти случаи являются, по видимому, частными исключениями и не могут быть обобщаемы.

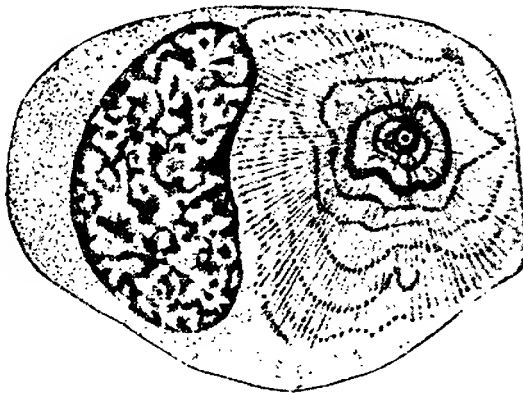


Рис. 29. Спермообразовательная клетка (сперматогония) саламандры с ядром и центрозомой, содержащей внутри темную центриолу и окруженную сильно развитой астросферой, лучи которой на равных расстояниях от центра снабжены утолщениями, образующими концентрические ряды. По Дрюеру из Максимова.

Обратимся к центрозомам и прежде всего условимся касательно терминологии этого органоида, так как разные исследователи пользуются различной терминологией. В центре этого органоида лежит несколько мельчайших зернистостей, окрашивающихся железным гематоксилином Гейденгайна и составляющих центриолу. Кругом центриолы находится слой, по видимому, измененной протоплазмы клетки—центросфера, или центроплазма. Центриолу и центросферу вместе мы и будем называть центрозомой. Но кругом центросферы имеется еще менее постоянный слой, нередко представляющий радиальную полосатость и концентрическую слоистость, или астросфера (рис. 29). Радиальная полосатость представляет лишь выражение присутствия протоплазматических лучей, иногда явственно прикрепляющихся к центриолам и теряющихся в центроплазме, как это с ясностью видно, напр., на яйцах моллюска *Fulgur* (Murtich, 1896)¹⁾. Эта система лучей с особой ясностью выступает при наиболее обычной форме деления клеток, когда роль центрозома делается особо важной и когда деление ее предшествует делению ядра,

Центрозома.

¹⁾ Таким образом, мы совершенно оставляем в стороне термин «сфера притяжения», который одними удерживается за центросферой, другими же за астросферой, чем и создается путаница понятий.

как деление ядра предшествует делению самой клетки. С точки зрения теории ячеистого строения протоплазмы центриолу рассматривают как одну или несколько мельчайших ячеек, центросферу — как участок обыкновенной протоплазмы, но лишь с крайне мелкими ячейками, а радиальные волокна астросферы, как результат слияния вытянутых по радиусам ее ячеек. Защитники гранулярной гипотезы рассматривают центриолы за зернистые образования, как и центросферу, а отходящие от сферы притяжения лучи за настоящие сократимые фибриллы, конечно, тоже составленные из гранул. Как существуют многоядерные клетки, напр., лейкоциты, клетки костного мозга, точно так же в клетках может быть и несколько центрозов: так в лейкоцитах саламандры бывает 3—4 центрозома, а в клетках костного мозга 40—100 центрозов, обыкновенно, различной величины.

При наиболее обычной форме деления центрозома дочерних клеток образуется делением центрозома материнской, как и ядра их — делением материнского. Но в тех сравнительно редких случаях, когда центрозома образуется заново, то, по крайней мере, центриолы, повидному, ядерного происхождения.

Нахождение центрозов в ядре наблюдалось в мужских половых клетках аскариды (Brauer, 1894), в яйцах турбеллярии *Thysanozoon* (Schockaert, 1910) и др. Но главный аргумент в пользу ядерного происхождения центрозов представляют те отношения, которые наблюдаются у простейших. Надо заметить, что ядро у простейших представляет иногда некоторые особенности, а именно в нем, как сказано (стр. 58), превалирующее значение получает кариозома, которая состоит из пластина и хроматина, при чем количественное отношение их может быть различно. Иногда в такой кариозоме сосредоточивается большая часть хроматина, и она, занимая центральную часть ядра, сохраняет свою обособленность даже при делении ядра и получает название внутреннего тельца.

У некоторых простейших не обнаружено центрозов вовсе, но у других имеется центриола, лежащая в кариозоме, а у третьих центриола выходит из кариозомы, облекается протоплазматическим слоем и образует уже настоящую центрозома. Подобные колебания можно найти в одной и той же группе, напр., у амёб (Chatton, 1911; Wasielewski и Hirschfeld, 1912 и др.). Повидному, у большинства простейших ядро соответствует не только ядру, но и центрозома многоклеточных.

С наибольшей трудностью обнаруживаются центрозома в клетках высших растений, но и здесь в некоторых случаях они констатированы с ясностью, и возможно, что в других случаях они описывались под иными названиями (пластид и др.).

Отметим весьма важные для решения вопроса о происхождении центрозома опыты над искусственным образованием звездчатых фигур Morgana (Morgan, 1896, 1899 и 1900) и Уильсона (Wilson, 1901).

При помещении оплодотворенных яиц морского ежа в 1,5% раствор поваренной соли или при развитии неоплодотворенных яиц под влиянием искусственного раздражения растворами солей (см. главу V), в протоплазме клетки появляются звездчатые фигуры, иногда содержащие в центре тельце в роде центриолы и иногда имеющие отношение к делению клетки, как и нормальные центрозома (см. выше). Потом эти опыты были распространены на морских звезд и червей. Дерюгин (1901) получал многочисленные звездчатые фигуры в плазме яиц костистых рыб, помещая развивающиеся яйца в раствор поваренной соли. Так как такие фигуры наблюдаются и в безъядерных обрывках яиц, то Уильсон отсюда заключил, что центрозома могут возникать и независимо от ядра. Однако, повидному, надо различать в этих опытах два разнородных явления. В одном случае мы имеем дело с простыми звездчатыми фигурами, вызванными осмотическими процессами при проникновении раствора соли в плазму.

Румблер нагревал яйца лягушки до 35°, вводил в яйцо пузырек воздуха, и после охлаждения яйца тоже замечалось появление лучистой фигуры около пузырька, вызван-

ное также, вероятно, возникшими около пузырька осмотическими процессами. Мы увидим (см. ниже), что звездчатые фигуры могут быть получены даже в желатине и т. п.

Но рядом с подобными ложными фигурами, которые едва ли могут играть какую-нибудь роль при делении клетки, повидимому, имеются и другие случаи, когда под влиянием солей в протоплазме действительно образуются настоящие новые центрозомы, как, напр., при делении оплодотворенных яиц морского ежа при искусственном раздражении и др. В таких случаях новые центрозомы могут возникать делением уже имевшихся, или же центролы этих новых центрозома могут происходить заново насчет ядра (Wasielewski, 1902). Это соображение подтверждается опытами Иатсу (Iatsu, 1905) над яйцами немертин: центрозома появляются в безъядерных обрывках только в том случае, если отделение последних от яйца было произведено после того, как самое ядро яйца уже начало свое первое деление, являющееся признаком созревания яйца (см. главу V). Как ложные, так и настоящие искусственно вызванные астросферы могут наблюдаться, повидимому, рядом в одном и том же объекте.

Наконец, в некоторых клетках наблюдаются еще так наз. придаточные ядра. Весьма вероятно, что под этим именем разумеют несколько разнородных образований, которых природа далеко еще не выяснена.

Боллес-Ли (Bolles-Lee, 1895) приходит к заключению, что в одних случаях под этим именем описывались центрозома с их сферами, которые иногда действительно, повидимому, могут дегенерировать и служить как бы центром для образования в клетке своеобразных отложений; в других случаях под этим именем описывались части хроматина, вытолкнутые ядром в клетку; в третьих—специально протоплазматические образования и т. п.



Рис. 30. Молодые кровяные клетки куриного зародыша, содержащие нитевидные пластозома.
По Мевесу и Максиму.

Кроме того в клетке наблюдаются различные включения как твердые, так и жидкие: кристаллы, пигменты, жировые отложения, капли масла, вакуолы жидкости, а также паразитирующие организмы и т. п.

Под именем пластозома, а также хондриозом, митохондрий и т. п., описываются особые, обладающие специфической окраской элементы протоплазмы, имеющие форму зернистостей, палочек и нитей (рис. 30) ¹⁾.

Первоначально эти элементы были найдены в мужских половых клетках (Benda, 1897—1903), а потом и в женских (Van-der-Stricht, 1905—1910). Так как при дальнейшем развитии половых клеток пластозома, увеличиваясь в числе, повидимому, путем деления, передаются в клетки зародыша

Пластозома и
т. п. части
клеток.

¹⁾ Подмечено сходство химического состава пластозома с бактериями (Wal-
lin, 1922).

(Meves, 1900—1914) ¹⁾, то Мевесом было высказано предположение, подерживаемое им и в дальнейших работах, что пластозомы являются носителями наследственных свойств клетки. Мы увидим позже, что главным носителем этих свойств является ядро, но многими допускается, что эта функция свойственна отчасти и протоплазме.

Однако, пластозомы были обнаружены и в клетках тела взрослого животного: мышечных, соединительно-тканых и др., а также и в растительных клетках. Возникло предположение, в сущности не стоящее в противоречии с таковым Мевеса, что пластозомы являются материалом для образования специфических элементов клетки, напр., мышечных волоконцев, или фибрилл, — в мышечных клетках (Duesberg, 1910, 1913), нервных фибрилл — в нервных клетках, соединительнотканых фибрилл — в этой ткани, пигментных зерен — в пигментных клетках (Luna, 1913), крупного питательного запаса или желтка в яйцах (Hirschler, 1913) и т. п.

Указывают, что при регенерации утеранных частей, напр., хвоста тритона, пластозомы особенно многочисленны в разрастающихся молодых мышечных и других клетках (Romeis, 1912), при чем мышечные волокна, обуславливающие сократимость мышечных клеток, повидимому, образуются слиянием нескольких пластозом. Отметим также, что некоторыми гистологами (Heidenhain, 1912) описывается размножение мышечных и других фибрилл расщеплением вдоль, что косвенно говорит в пользу сравнения их с пластозомами, тоже способными к делению.

Точно также доказывают образование некоторых элементов в растительных клетках (напр., амилопластов, содержащих крахмал, хлоропластов, содержащих хлорофилл) насчет пластозом (Guilliermond, 1911—1914).

Наконец, с точки зрения физиологической Рего (Regaud, 1909) была высказана гипотеза, что пластозомы состоят из жироподобных веществ (липоидов), которым физиологи (Овертон, Мейер и др.) приписывают чрезвычайно важную роль в организме. Овертон полагает, что клетки организма обладают поверхностным липоидным слоем, обуславливающим способность клетки всасывать из окружающей жидкости (лимфы, крови) нужные для клетки питательные вещества, а Рего — приписывает эту роль пластозомам. Наконец, некоторые исследователи, как Левшин (1911), доказывают, что пластозомы представляют запасный чисто-питательный материал и исчезают при голодании организма.

¹⁾ Мевес наблюдал пластозомы в половых клетках осы в прижизненном состоянии. Вероятно, эти образования идентичны с зернистостями, описанными в яйцах морских ежей (Fischel, 1899) и клетках зародыша головоногих моллюсков (Schimkewitsch, 1900) и способными к прижизненному окрашиванию. Но в противоречии с этим предположением стоит опыт Бовери (Boveri, 1910), который удалял пластозомы из яйца аскариды вращением на центробежной машине (центрифугацией), при чем способность участков (бластомеров) разделившегося яйца воспроизводить те или другие органы не изменялась, что неизбежно должно было бы быть, если бы пластозомы были носителями наследственных свойств клетки.

Что касается до происхождения пластозом, то из изложенного ясно, что они происходят делением от пластозом половых клеток, но некоторые исследователи допускают, что пластозоны ядерного происхождения. Вообще говоря, участие клеточного ядра в образовании нервных и соединительно-тканых волокон описывалось неоднократно, а точно также наблюдалось и выхождение частиц ядра в железистых клетках, в связи с образованием секрета около этих частиц, в яйцах в связи с образованием желтка и т. п. Впрочем,

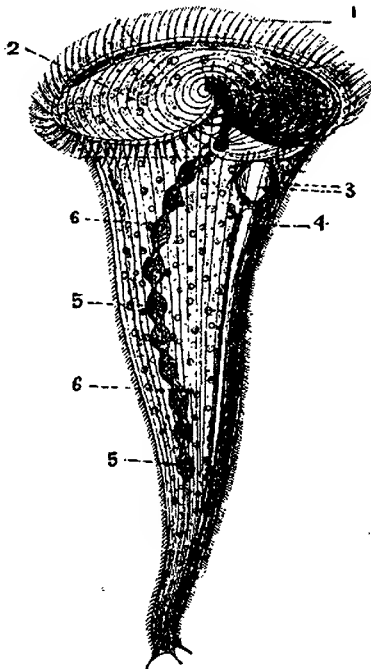


Рис. 31. Инфузория трубоч (Stentor). 1 — ряд пластинок, расположенных спирально в состоящих из склеенных ресничек; 2 — ротовое отверстие; 3 — сократимая вакуола; 4 — канал, обозначающийся в протоплазме при наполнении вакуолы; 5 — макронуклеус; 6 — микронуклеусы. Из Ланга.

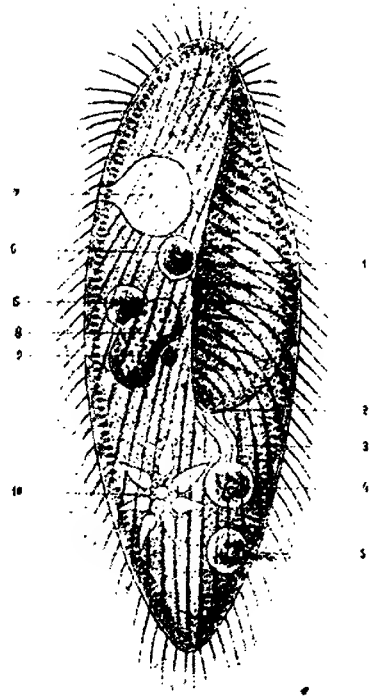


Рис. 32. Инфузория туфелька (Paramecium). 1 — околоротовое углубление; 2 — рот; 3 — глотка; 4 — пищевая вакуола в момент вхождения в протоплазму животного; 5 — пищевая вакуола в момент извержения наружу; 6 — пищевая вакуола, во время движения в протоплазме; 7 — сократимая вакуола в момент опорожнения; 8 — сократимая вакуола в момент наполнения; 9 — макронуклеус; 10 — микронуклеус. Из Л. и В. Шмидта.

другие допускают также и формирование пластозом в плазме. Весьма возможно, что образования, описываемые теперь под названием пластозом и т. п., в сущности окажутся разнородными как по происхождению, так и по природе и значению.

Вероятно, к той же категории образований принадлежит т. наз. сетчатый аппарат, представляющий анастомозирующий клубок или сеть похожих на пластозоны нитей и расположенный кругом ядра.

Аппарат этот был найден сначала Гольджи (Golgi, 1899) в нервных клетках, а потом и другими в целом ряде других клеток, причем, подобно пластозомам, при делении

клетки и ядра, обыкновенно (хотя не всегда) подвергается разделению и этот аппарат (Дейнска, 1912). Затем некоторыми сравниваются с пластозомами образования, полученные от Гольмгрена название трофоспонгий (Erhard, 1910). Впрочем, под этим наименованием, повидимому, тоже описывались образования разнородные. Так, иногда под этим именем описывались настоящие пронизывающие протоплазму клетки каналцы. Эти сообщающиеся с поверхностью клетки и образующие целую внутриклеточную сеть каналцы могут служить для введения в клетку питательных соков, но в иных более редких случаях, а именно в железистых клетках, они могут служить и для выведения продуктов выделения из клетки в проток железы. Самым Гольмгреном и его учениками трофоспонгии рассматриваются как внутриклеточная протоплазматическая сеть, образованная вростанием в клетку отростков соседних клеток, или трофоцитов, напр., фолликулярных клеток, окружающих яйцо в яичнике, — в это последнее, клеток, прилежащих к нервному — в эти последние и т. п. Однако, сходство некоторых изображений трофоспонгий с сетчатым аппаратом и пластозомами очень велико, а для некоторых случаев можно считать доказанным и тождественность этих образований.

Кроме того во многих клетках, особенно в живчиках ракообразных, наблюдаются различным образом расположенные опорные или скелетные образования, имеющие характер прямых или спирально завитых нитей и ошибочно иногда считавшиеся прежде за двигательные (Кольцов, 1903, 1912). Даже волокнам, заключенным в нервных клетках и волокнах, некоторые придают значение не проводящих путей, как обыкновенно думают, а опорных элементов (Goldschmidt, 1910) и т. п. Наконец, описываются, кроме трофоцитов, другие включения в клетках, тоже будто бы образуемые отростками других клеток, проникающими в протоплазму. Так, описываются внутриклеточные нервные волокна и т. п. Все эти включения недостаточно изучены. Однако мы достоверно знаем, что мельчайшие разветвления дыхательных трубочек насекомых, или трахей, могут залагаться внутри клеток (Prenant, 1900). Чрезвычайно наглядно внутриклеточное положение трахеальных ветвей наблюдается у тропической, раздувающейся на подобие клеща, блохи *Sarcopsylla* (Schimkewitsch, 1889), у которой крупные, сидящие около трахей клетки пронизаны целым пучком трахеальных ветвей. Подобные разветвления трахей описываются даже в мышечных клетках (Holmgren, 1907) и в периферическом слое молодых яйцевых клеток (Thulin, 1914).

Высшая степень осложнения клетки.

Рассмотрев морфологию различных частей клетки, обратимся к вопросу, до какой степени могут дифференцироваться эти части, и до какой степени может доходить разделение физиологического труда между ними. Наибольшего осложнения достигает клетка, образующая собой тело инфузорий (рис. 32), которые, как и все простейшие, морфологически представляют собой не более, как одну клетку, хотя в этой клетке по расположению ее частей можно отличить не только передний и задний конец, но весьма часто также брюшную сторону, на которой инфузория ползает, и противоположную ей — спинную. Поверхность тела инфузорий одета тонкой протоплазматической оболочкой, пелликулой, продолжающейся в реснички. Пелликула вместе с лежащим под ней слоем, образованным более высокими ячеями, или альвеолярным, и следующим за ним корковым, представляет эктоплазму инфузории, а более глубоко лежащая часть составляет ее энтоплазму.

В энтоплазме большинства инфузорий мы находим два ядра: одно — большое, разнообразной, часто весьма затейливой формы, другое — маленькое, овальное или округлое. Первое называется макронуклеус, второе — микронуклеус. Но это части одного и того же ядра. Макронуклеус несет на себе все функции клеточного ядра в течение всей жизни инфузорий и играет важную роль при процессах питания, выделения и вообще трофических,

кроме одного, периода размножения, когда главная роль принадлежит микронуклеусу. Таким образом малое ядро является генеративным, или пропаторным, а большое — трофическим. Во всяком случае тело инфузории представляет простую клетку, но тем не менее клетку высоко дифференцированную. В теле инфузории можно заметить углубление (перистомальное), иногда выстланное пелликулой и ведущее к отверстию, которое служит для входа пищи и играет физиологически роль клеточного рта (цитостом). За ртом следует иногда небольшая полость в плазме — клеточная глотка (цитофаринкс), у некоторых инфузорий вооруженная палочковидными утолщениями, служащими

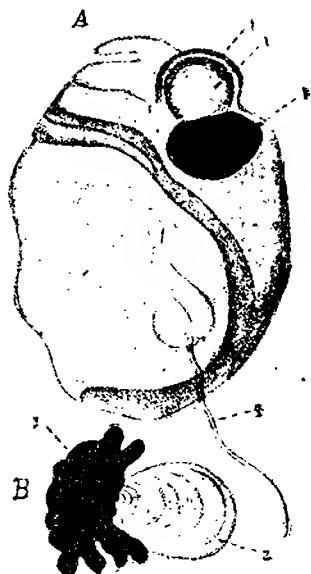


Рис. 33. Жгутиконосец *Pouchetia corluta*, имеющий глазок. А—все животное. В—глазок в отдельности. 1—слой протоплазмы, прикрывающий хрусталик; 2—крахмальное зерно, играющее роль хрусталика; 3—скопление пигмента; 4—жгут. По Шютту из Дюфлейна.



Рис. 34. Жгутиконосец *Trypanosoma theileri*, живущий в крови рогатого скота. Внутри видно ядро и бляфаропласт, от которого отходит опорная нить, поддерживающая волнистую перепонку и жгут. По Люэ (Lühe).

для перетирания пищи. Кроме того имеется еще другое отверстие в пелликуле, играющее роль клеточного заднего прохода (цитониг, или цитопрокт).

Пища, входя в глотку, увлекает некоторое количество воды, образующей кругом пищевого комка так называемую пищевую вакуолу, которая движется в энтоплазме, и в которую из протоплазмы поступают пищеварительные соки, на что указывает кислотная реакция содержимого пищевых вакуол. После переваривания остатки выталкиваются через цитопрокт. В корковом слое эктоплазмы инфузории наблюдаются одна или несколько сократимых вакуол, при чем иногда ясно заметны и более или менее постоянные каналы, по коим жидкость собирается в вакуолы. Точно так же имеются и особые открывающиеся порами наружу канальцы, по которым

насыщенная, вероятно, угольной кислотой и мочевиной, вода изливается наружу. В энтоплазме замечаются иногда особые отложения, представляющие конечный продукт обмена веществ и состоящие из фосфорно-кислого кальция (по Шевякову, 1893). Но на этом дело не останавливается. В корковом же слое многих инфузорий залегает слой тончайших, тянущихся вдоль тела животного сократимых волоконцев, или мионем, сходных по своим физиологическим свойствам с сократимыми фибриллами мышечных клеток высших животных ¹⁾. Хорошо развиты такие волокна в сократимом стебельке, при помощи коего многие сидячие инфузории прикрепляются к подводным предметам. У некоторых инфузорий (*Stentor*, *Spirostomum*) описаны параллельно мионемам идущие волокна, считаемые за нервные, или неврофаны (*Neresheimer*, 1905). Они тянутся от полюсов тела к экватору его и заканчиваются там утолщением или свободно. Эти волокна найдены у немногих инфузорий, и нервная природа их недостаточно выяснена. Более вероятна она для скоплений и волокон, описанных в теле некоторых инфузорий, в том числе у *Paramecium*, учениками Кофоида (*Sharp*, 1914; *Josom*, 1918; *Rees*, 1921). У *Paramecium* описано центральное скопление и отходящие от него волокна, идущие к мионемам, как к лежащим в корковом слое около поверхности тела, так и к лежащим около глотки, а также к трихоцистам. У других инфузорий наблюдались волокна, идущие к придаткам, которые можно считать за чувствительные. Так как эти скопления и волокна окрашиваются некоторыми способами, считаемыми специфическими для нервной ткани *Metazoa*, то их считают за нервные. Одни волокна передают двигательный импульс от центра мионемам и трихоцистам и, следовательно, являются двигательными и центробежными, другие передают раздражения от чувствительных придатков центру, т.е. являются чувствующими и центростремительными. Таким образом у инфузории, если эти предположения верны, мы находим те же два рода нервных волокон, как и у *Metazoa*. В энтоплазме залегают особые преломляющие свет палочкообразные тельца, трихоцисты, которые могут выбрасывать из себя пузырьки, выпускающие при раздражении ядовитую и быстро затвердевающую в нити жидкость и служащие орудием защиты и нападения. Наконец, у одного жгутиконосца (*Erythropsis agilis*), был описан глазок в виде пигментного пятна с преломляющим, играющим роль линзы тельцем, но это наблюдение вызвало сомнение, не был ли означенный глаз глазом медузы, проглоченным жгутиконосцем (*Hertwig*, *Vogt*, *Мечников* в 1885 г.). Кроме этого спорного случая, нам известен один жгутиконосец — *Pouchetia* (*Schütt*, 1895), у которого имеется пигментное пятно с явственным преломляющим свет тельцем — крахмальным зерном (рис. 33).

¹⁾ Прежнее сопоставление, сделанное Бюлли и Шевяковым, мионем с фибриллами поперечно-полосатых мышечных волокон многоклеточных (см. главу III) теперь подвергнуто сомнению (*Johnson*, 1893; *Роскин*, 1915), как подвергнуто сомнению существование у инфузорий нервных волокон, ниже описываемых под именем неврофанов (*Schröder*, 1907; *Роскин*, 1915).

Таким образом инфузории, оставаясь одноклеточным организмом, с физиологической точки зрения имеют рот, задний проход, выделительно-дыхательный аппарат, мышечную систему, т.-е. ряд частей, которые физиологически, но отнюдь не анатомически, конечно, могут быть сравнены с органами высших животных.

На инфузориях мы видим с полной ясностью двойную функцию ядерного аппарата вследствие разделения ее между микронуклеусом, несущим функцию размножения, иначе генеративную, и макронуклеусом, несущим функцию трофическую.

Двойственность ядра.

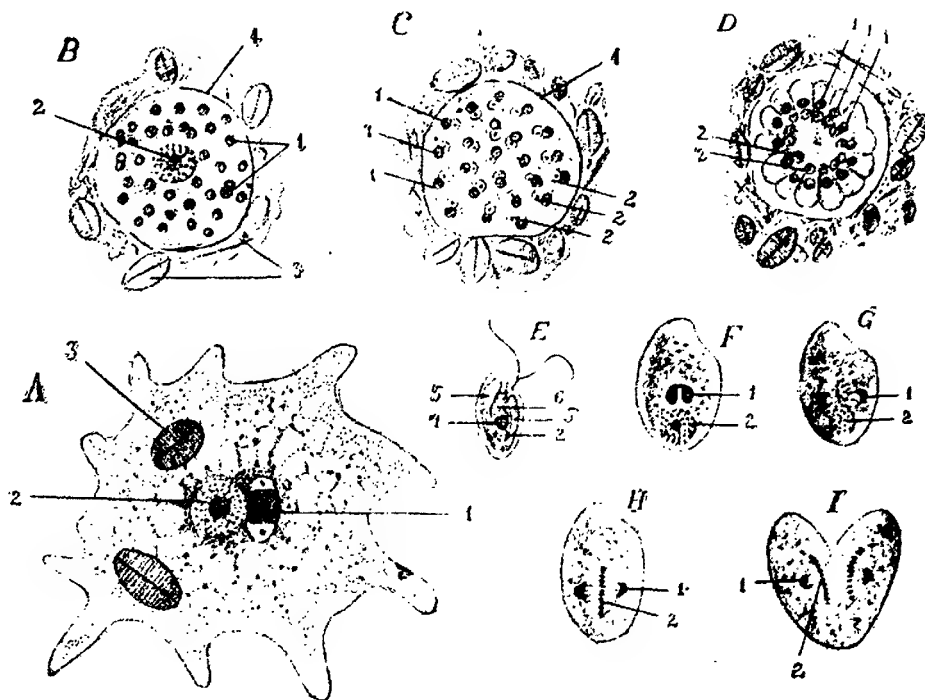


Рис. 35. Размножение *Paramecia eilhardi*. А — животное в начале деления; В, С, D — три стадии разделения инфузорированной *Paramecia* на большое число ядерных участков, дающих жгутиконосных зародышей; Е, F, G, H, I — продольное деление жгутиконосного зародыша; 1 — придаточное ядро, которое играет роль centrosомы и которого деление предшествует делению ядра; 2 — ядро; 3 — заключенные диатомовые водоросли; 4 — циста; 5 — скопление пигмента; 6 — глазок. По Шаудинну из Дюфлейна.

Была высказана мысль, что микронуклеус надо сравнивать с centrosомой в клетках высших животных. Действительно, как мы скоро увидим, некоторое сходство между ролью микронуклеуса при делении клетки высших животных имеется, но во всяком случае микронуклеус представляет физиологически нечто большее, чем centrosома, ибо может образовать из себя макронуклеус, тогда как centrosома образовать ядра не может.

Нечто подобное, хотя не совсем, мы видим у *Tetrahymena* из жгутиконосцев (рис. 34), у которой ядро разделено на две части: ядро собственно и блефаропласт, соединенный нитевидной перемычкой (ризопластом) с ядром. К блефаропласту подходит основание опорной нити, подпирающей жгут. Если сравнить этого жгутиконосца с жгутиковыми клетками из тела губки, у которых жгуты окружены протоплазматическим воротником, и у которых под основанием жгута лежит тоже особое тельце, соединенное двумя нитями с ядром, то сходство этого тельца с блефаропластом станет ясным.

Но на деле оно еще больше, ибо при делении такой клетки, как и при делении жгутиконосца, блефаропласт делится раньше ядра, как и centrosома, и вообще играет

роль центрозомы или, точнее, центриолы (Robertson a. Minchin, 1910; Robertson, 1911). Разделение ядра на два мы видим у амёбидного организма *Paramoeba* (рис. 35), и придаточное ядро, подобно центрозоме, делится ранее главного, но без образования около него звездчатых фигур (рис. 35) (Schaudinn, 1896). Итак, разделение ядра у одноклеточных может происходить, повидному, с различным распределением функций между разделившимися частями: в одном случае, ядро делится на генеративную и трофическую части, а в другом — подобно тому, как в клетках высших животных, на ядро и гомолог центрозомы или даже центриолы. Таким образом, у большинства простейших ядро одно, но очевидно, что оно имеет двойственную природу, ибо функционально оно соответствует двум ядрам. Эту идею двойственной природы ядра, высказанную Шаудином и разделяемую весьма многими протистологами, Гольдшмидт пытался применить к клеткам высших животных, при чем клеточное ядро рассматривал как генеративное, а элементы, описанные выше под именем пластозом, за трофическую часть ядра (соматическую, по его терминологии, Goldschmidt, 1904; Goldschmidt u. Popoff, 1906).

Из изложенного ясно, что, если сравнивать простое (неразделенное) ядро простейших с таковым клеток высших животных, то скорее его можно приравнять ядру вместе с центрозомой, как это было указано выше (стр. 50).

Хромидии.

Мы видели выше (стр. 26), что некоторые бактерии, водоросли и споровики имеют ядро в виде комплекса отдельных хромидий. Выхождение

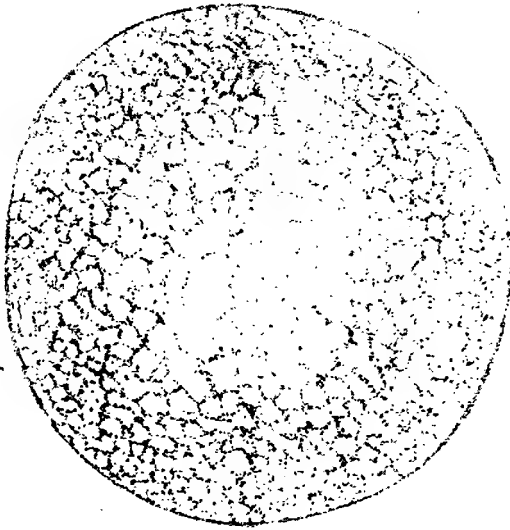


Рис. 36. Солнечник *Actinosphaerium eichhorni* в состоянии распада ядра на хромидии. По Шаудину.

из ядра хромидий или полное распадение его на хромидии, иначе хромидиальное состояние ядра, может быть временно свойственно многим простейшим, но не всегда имеет одинаковое значение. Р. Гертвиг (R. Hertwig, 1907) обратил внимание на распадение на хромидии всех довольно многочисленных ядер, заключающихся в теле солнечника *Actinosphaerium*, у которого процесс этот наступает как при голодании, так и при усиленном питании (рис. 36). Очевидно, что явление это стоит в связи с физиологическими процессами, происходящими в клетке, и возможно, что оно в иных случаях приводит к восстановлению нарушенного

соотношения между хроматином и протоплазмой (стр. 57). Наблюдалось выхождение хроматина в плазму при усиленном обмене веществ в клетке, при формативной деятельности, напр., при образовании желтка в яйце, секрета в железе и т. п. (стр. 64). Впоследствии выяснилось, что распадение ядра на хромидии может также происходить при размножении, как это и имеет место, напр., у корненожек [у *Amoeba*, у амёб (см. ниже) и др.], когда ядра дочернего поколения образуются на счет хромидий, на которые распадается материнское ядро. Таким образом распадение на хромидии может подвергаться

как та часть ядерного хроматина, которая имеет значение трофическое, так и та, которая имеет значение генеративное. Поэтому едва ли возможно сравнение хромидий с пластозомами, тем более, что некоторые исследователи (Fauré Frémiet, 1910) описывают пластозомы и у простейших.

Посмотрим, как распределяются функции между различными частями клетки.

Разделение функций между ядром и протоплазмой.

О роли центрозомы и ядра при размножении мы скажем ниже, а также оставим пока в стороне значение ядра при передаче наследственных свойств клетки.

К решению вопроса о разделении функций в клетке можно подойти различными путями, но наиболее наглядным и убедительным из них является искусственное разделение одноклеточного организма или клетки (амёбы, инфузории, клеток спирогиры и т. п.) на две части, из коих только одна содержит ядро. Клетки спирогиры при действии холода сами делятся иногда на две части, из которых одна содержит два ядра, а другая ни одного (Герасимов, 1901). Ряд подобных опытов был произведен Грубером (1885 и 1912), Ферворпом (1888), Бальбиани (1889) над различными инфузориями (*Stentor*, *Stylonychia*) и Гофером (1889) над амёбами, а также Клебсом, Герасимовым и другими над нитчатыми водорослями. В безъядерных отрезках корненожек и инфузорий выпускание псевдоподий, движение ресничек, сокращение вакуол (хотя несколько замедленное) продолжают и притом иногда довольно долго (у *Diffugia*, напр., 15 дней; Penard, 1900). Из этого мы в праве заключить, что присутствие ядра не составляет необходимости для функции движения, а что отправление этой функции лежит главным образом на протоплазме.

Дыхательная функция, надо думать, свойственна как протоплазме, так и ядру (Loeb a. Hardesty, 1896). Хотя последующие наблюдения (Loeb, 1899) и показывают, что в отсутствие ядра процессы окисления идут медленнее, но имеются и противоречащие этому наблюдения (Verworn, 1905), по которым безъядерные отрезки инфузорий (задний конец *Spirostomum*) обнаруживают ту же степень энергии дыхательного процесса, как и содержащая ядро прочая часть тела инфузории. Вряд ли мы можем заключить из этих опытов, что ядро вовсе не принимает участия в дыхании, как это предполагалось некоторыми.

В опытах Грубера и др. отрезки инфузорий восстанавливали недостающие отделенные части, если только содержали в себе участок ядра, и погибали, если они были безъядерными. Точно так же безъядерные отрезки амёб в опытах Пенара (Penard, 1903) жили до восьми дней, но восстановления не происходило.

Так как восстановление, или регенерация, зависит от роста, а рост от питания, а также на основании других соображений, напр., на основании различия в окраске ядра клеток, находящихся в процессе питания и покоящихся (стр. 58), можно думать, что для питания клетки необходима наличность ядра. Нужно же ядро главным образом, повидимому, для выделения переваривающих ферментов. Безъядерные обрывки амёб (Gruber, 1912)

и раковинные корненожки с удаленным ядром (Шульц, 1915) захватывают пищевые комки и даже переваривают их, но только до тех пор, покуда не истрачен запас имеющихся в протоплазме ферментов.

Безъядерные обрывки водорослей, однако, образуют и усвоят крахмал, но количество хлорофилла в них постепенно уменьшается; они растут слабо и не могут превращать крахмал в клетчатку, а потому не выделяют на отрезанных концах оболочки, что имеет место у содержащих ядро отрезков. Вообще процессы отделения и выделения находятся в тесной зависимости от присутствия ядра. В железистых клетках ядро имеет чрезвычайно своеобразную, как мы видели (рис. 26), форму, и главное значение такой формы, повидимому, в том, что она ведет к увеличению поверхности соприкосновения ядра и протоплазмы. Такое соприкосновение бесспорно весьма важно для железистой деятельности клетки. Неоднократно было наблюдаемо, что хроматиновые зернистости выходят из ядра в протоплазму и служат,

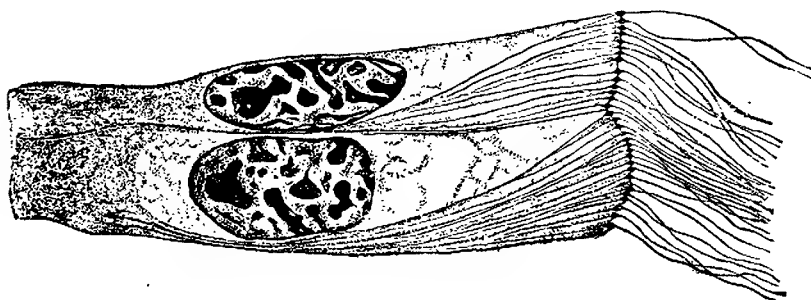


Рис. 37. Мерцательные клетки из желчных протоков садовой улитки (*Helix hortensis*). По Гейденгайну.

как и пластомеры (стр. 64), центрами образования железистого секрета. Таким образом, для выделительной деятельности, надо думать, необходимо совместное участие ядра и протоплазмы. Тоже можно думать относительно выделения хитина и т. п. продуктов.

Роль центро-
зоны.

В то время как роль центрозоны довольно ясна при делении клеток (см. ниже), значение ее в покоящейся клетке остается загадочным. Одно время в центрозомах хотели видеть органоид, заведующий движениями клетки, или кинетический центр клетки.

Действительно, нити, находящиеся внутри жгутов, ресниц и т. п. органов движения, нередко своим внутренним концом прилегают к центрозомам. Такое отношение представляют нити в хвостике мужских половых клеток, или живчиков, в теле жгутиконосцев (рис. 34), в жгутиковых клетках высших животных и даже иногда в псевдоподиях, напр., у солнечников (Schaudinn, 1896). В основании жгута у *Tritonympha* и в клетках губок залегает тельце, которое, как мы видели (стр. 67), играет роль центрозома при делении клеток. Но в настоящее время мы можем с уверенностью сказать, что самые нити, которым приписывалась двигательная функция, представляют собой лишь опорные скелетные образования, а двигательная функция принадлежит протоплазме. В этом отношении поучительно то строение, которое представляют мерцательные или ресничные клетки, снабженные на поверхности, обращенной наружу или в полость органа, постоянно движущимися в определенном направлении ресничками (рис. 37). Реснички, сами по себе, представляют видоизмененные псевдоподии, которые у некоторых простейших иногда обнаруживают типичные для ресничек движения, а иногда, подобно ресничкам, содержат в себе осевую нить. Под каждой ресничкой в протоплазме клетки

находится небольшое преломляющее свет тельце, и от этих телец идут как осевые пяти ресничек, так и волоконца, пронизывающие протоплазму клетки, огибающие ее ядро и, вероятно, прикрепляющиеся на противоположном конце клетки к ее основанию. Как те, так и другие, вероятно, опорного характера, а движение вызывается сократимостью наружного протоплазматического слоя реснички, составленного, подобно мышечным фибриллам (см. главу III), из чередующихся темных и светлых дисков (Колачев, 1910).

Опыты рассеечения мерцательных клеток (Peter, 1899) показали, что в отделенном от прочей части клетки участке, несущем реснички, движение последних продолжается, откуда и было сделано заключение, что двигательным центром ресничек является не ядро и протоплазма клетки, а как раз эти блестящие лежащие в основании ресничек тельца, называемые базальными. С другой стороны было высказано предположение (Henneguy и Lenhossek, 1898), что базальные тельца суть не что иное, как видоизмененные центриолы. Если бы это было верно, то и здесь центрозома являлась бы двигательным центром в отличие от ядра, являющегося центром химической деятельности клетки. Однако, вопрос о структуре мерцательных клеток осложнился.

При делении мерцательных клеток, во время коего клетка округляется, а реснички и базальные тельца исчезают, в иных случаях было обнаружено присутствие настоящей центрозомы, но доказать происхождение ее из базальных телец, как и происхождение последних из центрозомы формирующейся ресничной клетки — до сих пор не удается. В других случаях мерцательные клетки при делении не обнаруживают присутствия центрозомы, и деление идет без ее участия (амитотически, см. ниже, стр. 86) (Helvestine, 1921), что говорит в пользу идентичности базальных телец с центриолами.

Подобные же базальные тельца были найдены при основании ресничек у пифузорий (Maier, 1903), а равно при основании чувствительных неподвижных волосков перципирующих, т. е. служащих для восприятия раздражений клеток, но там природа их иная.

Таким образом, доказать идентичность базальных телец с центриолами не удастся, но все же она весьма вероятна, особенно, если иметь в виду вышеописанные отношения, наблюдаемые в жгутиковых клетках, по природе близких к ресничным. Но поскольку базальные тельца являются кинетическими центрами — мы тоже не знаем, так как опыты с рассеением говорят только за то, что центры эти лежат в несущей ресницы части клетки.

С большим основанием базальные тельца рассматриваются некоторыми как опорные элементы. Точно так же и по отношению к центрозоме некоторыми защищается мнение, что мы имеем дело с опорным органом клетки, не играющим будто бы активной роли (Эйсмод, 1900) или во всяком случае стоящим в связи с самым образованием скелета, удерживающего за клеткой определенную форму (Кольцов, 1905).

Независимо от вопросов, представляют ли видимые нами гранулы действительно искомые физиологические единицы или результат химических изменений протоплазмы в зависимости от ее функций, а равно должны ли эти единицы иметь непременно характер зернистостей, или могут иметь также форму фибрилл или пную, — независимо от того, как будут решены эти вопросы, мы должны признать, что только допущение присутствия в клетке целого ряда разнообразных физиологических, а вероятно и морфологических отделностей может объяснить нам сложные процессы, происходящие в клетке. В самом деле, нередко в клетке рядом происходят процессы не только несходные, но и прямо противоположные. Мы видели, что клетки как растительные, так отчасти и животные, способны к синтезу, но в тех же клетках неизбежно происходит и процесс распада. Клетку нельзя себе представить в виде резервуара, наполненного однородной жидкостью. Если мы вспомним, что на высшей ступени дифференцировки одноклеточного организма, представленной инфузориями, в клетке обособляется ряд органов, то возникает вопрос, не можем ли мы допустить, что и в недифференцированной на наш взгляд клетке в сущности уже заложены элементы, соответствующие этим органам, и не представляет ли инфузория только зафиксированную самой природой схему строения клетки.

Теоретическое представление о клетке.

Став на эту точку зрения, мы можем принять, что, подобно тому как в теле инфузории мы находим миопемы, так в теле амёбы или вообще всякой сократимой клетки имеются отдельности, которые назовем миопластами, изменением формы которых может быть объяснена сократимость протоплазмы (стр. 44).

Подобно тому как в теле инфузории мы находим неврофаны и чувствительные аппараты, так и в теле амёбы или во всякой другой сохранившей раздражимость клетке имеются невропласты, частью способные к восприятию того или другого раздражения, частью к передаче этого раздражения миопластам.

Нет надобности допускать, что эти элементы занимают определенное положение один относительно других. Раздражение плазмы может само стимулировать изменение расположения невропластов, а затем и миопластов из беспорядочного в определенное, но это расположение является временным и потом опять нарушается. Аналогичные допущения делает современная физика по отношению к группировке атомов при объяснении некоторых явлений в неорганической природе. Наблюдения над крупными корненожками, как *Astrorhiza limicola* (до 1 сантиметра в диаметре), показывают, что при искусственном вытягивании псевдоподий в них, действительно, залагаются на глазах наблюдателя, повидимому, сократимые фибриллы и на глазах наблюдателя исчезают при втягивании псевдоподий (Шульц, 1915).

Вспомним, что раздражение по псевдоподию идет гораздо медленнее, чем по нерву (стр. 34), как и сокращение псевдоподия совершается гораздо медленнее, чем мышцы, а это указывает, что для раздражения и сокращения в клетке нет заранее уготованных путей. Пути эти создаются по мере того, как раздражение и за ним сокращение распространяются по протоплазме и передаются на соседние участки ее.

Одним словом, миопемы и неврофаны инфузории представляют собой лишь упрощенные сочетания миопластов и невропластов, повторяющиеся каждый раз при раздражении и сокращении амёбы и потом исчезающие.

Точно так же процесс временного сочетания некоторых зернистостей с последующим его распадом происходит при образовании астросфер на наших глазах во время деления клетки, под влиянием центрозома или в искусственных условиях под влиянием осмотических процессов (в опытах Моргана и Уильсона; см. стр. 50). Определенные элементы — митопласты — слагаются в известным образом расположенные нити, которые потом снова распадаются. Митопласты, вероятно, обладают тоже сократимостью, подобно миопластам, но сократимостью еще более медленной и иного характера. В некоторых клетках появляются эластопласты, складывающиеся потом в эластический опорный скелет.

Однаково мы должны допустить присутствие отдельностей, заведующих химическими явлениями в клетке. Если предположенные нами мито-, мито- и невропласты составляют группу отдельностей, являющихся субстратом для физических изменений (хотя они тоже, вероятно, сопровождаются и химическими изменениями), и эта группа может быть названа общим именем физопластов, то для объяснения химической деятельности клетки мы должны допустить другую группу отдельностей, являющихся субстратом для химических процессов в клетке (хотя они тоже сопровождаются, конечно, и физическими изменениями), или хеопластов.

В этой группе хеопластов мы можем отличить секретопласты, вырабатывающие различные ферменты, и экскретопласты, вырабатывающие продукты распада и превращающие их в различные отложения, как пигментные и другие.

Конечно, число различных родов отдельностей возрастает по мере осложнения функций клетки. Так, напр., в печеночной клетке, выполняющей целый ряд функций, естественно, хеопласты достигают очень большого разнообразия, и, действительно, даже доступное нашим средствам, в сущности поверхностное, микроскопическое исследование печеночной клетки позволяет отличить несколько родов гранул. Половая клетка, дающая начало всем клеткам тела, должна содержать в себе отдельности первичного характера, или архопласты, которые при последовательном размножении и дифференцировке дают различные отдельности, а эти последние, распределяясь по клеткам, определяют их функции. Ядро клетки, вероятно, концентрирует в себе все роды отдельностей, свой-

ственных протоплазме, и кроме того еще специфически лишь ему свойственные. Первое предположение вытекает из только что указанной роли ядра при регенерации простейших. Выделение центриол из ядра, выхождение хромидиев, образование пластоном и т. п. явления — все это лишь внешняя сторона свойственного всем клеткам процесса выхождения отдельных из ядра в протоплазму. Означенная точка зрения неизбежно должна повлечь и на наши объяснения сложных и покуда еще загадочных явлений, как регенерация, наследственность и т. п. (Шимкевич, 1907; см. 4-е изд. этой книги, т. II).

Обратимся теперь к некоторым физиологическим свойствам клетки. Простейшие животные, являясь простыми клетками, оказываются чрезвычайно удобными для различных опытов в этом направлении. Также удобны и некоторые свободные клетки, находящиеся в теле высших животных, как амёбообразные белые кровяные клетки, живчики, а равно плазмодии грибов и подвижные живчики растений.

Некоторые физиологические свойства клетки.

Влияние внешних условий на протоплазму клетки может быть изучаемо и на высших животных, но там мы часто не можем сказать с достоверностью, есть ли это влияние непосредственное, или же то или другое раздражение действует через органы чувств и нервную систему животного, хотя, конечно, по существу природа того и другого пути одинакова. Если растение или инфузория обнаруживают определенное движение к источнику света или от него, то мы видим в этом доказательство чувствительности их протоплазмы, ибо у них нет нервной системы и органов чувств. Но если, напр., безглазый земляной червь обнаруживает чувствительность к свету, то это еще не есть доказательство чувствительности клеток его кожи к свету. И, действительно, Гессе (Hesse, 1896) показал, что, хотя у земляного червя нет глаз, но в коже его имеются особые клетки, способные воспринимать световое раздражение.

Надо думать, что светочувствительность кожи некоторых моллюсков (Nagel, 1896; Franz, 1921), амфибий, как, напр., тритона (Graber), пещерного протей (Dubois, Kammerer) и др., объясняется тоже тем, что некоторые нервные окончания их кожи раздражаются светом, или же тем, что на кожу действует не свет, а лучистая теплота (Parker, 1899).

Однако, по существу дела различия между восприятием раздражений протоплазмой и органами чувств нет. В том и другом случае проявляется одно и то же свойство живого вещества. Кроме того, как мы видели, не только одноклеточные животные, но и растения могут обладать органами чувств (стр. 36).

При изучении внешних влияний надо различать два рода: одни влияния переменного характера, другие постоянного. Всякое влияние может быть тем или другим. Мы можем, напр., наблюдать, как влияет на клетку переход от темноты к свету, или же как влияет постоянное освещение. В первом случае мы будем иметь дело с явлениями обычного раздражения. Так, механические воздействия, напр., сотрясение, прикосновение, перерезка, или химическое раздражение, напр., соприкосновение с каплей какого-нибудь раствора, или внезапное освещение, или электрическое раздражение, или, наконец, перемена температуры окружающей среды — все эти воздействия в известных пределах вызывают определенную реакцию: амёба, напр., втягивает свои псевдоподии, останавливается иногда движение внутриклеточных плазматических токов, инфузория перестает работать ресничками и т. п.

Эта способность реагировать на раздражение — есть коренное свойство всякой живой протоплазмы, при чем иногда на весьма различные по характеру раздражения клетка отвечает совершенно сходным образом. Освещение и прикосновение одинаково заставляют многоядерную амёбу Pelomyxa втя-

нуть псевдоподии. Но различные клетки могут отвечать на известное раздражение различным образом.

Для всякого физиологического отправления, как мы видели, существует известный *optimum*. Так, с поднятием температуры до известных пределов возрастает подвижность клетки, усиливаются внутренние токи и т. д. Выше и ниже этих пределов начинается замедление движения. То же самое можно сказать о всех отправлениях клетки. Поэтому, если клетка или многоклеточное животное будут поставлены в возможность выбора между различными условиями, то они, обыкновенно, поместятся так, что условия эти являются наиболее благоприятными для их существования. Земляной червь (*Allobophora foetida*) из темноты устремляется к слабому свету, а от сильного света уходит в темноту (Adams, 1903). Если долго удерживать его на дневном свету, то он погибает (Child, 1913). Здесь уже мы переходим в область постоянных влияний и воздействий. Явления, которые вызываются этими влияниями, называются таксическими и тропическими. Они называются таксическими тогда, когда выражаются в изменении положения подвижной клетки или подвижного животного или растения и сопряжены с переменой места, и тропическими тогда, когда выражаются в изменении направления роста или положения неподвижных или, точнее, малоподвижных животных и растений и их отдельных органов. Таксические и тропические явления по большей части целесообразны, но эта целесообразность носит причинный характер; организмы, у которых возникали вредные для них в нормальных условиях положительные таксисы и тропизмы, были заранее обречены на вымирание, а организмы с полезными для них таксисами и тропизмами жили и размножались. В ненормальных условиях организмы иногда обнаруживают безусловно губельные для них влечения. Так, Шельфорд (1915), исследуя причины гибели рыб в реке, отравленной спускными водами газового завода, заметил, что рыбы относятся положительно хемотаксически к большинству продуктов сухой перегонки угля, для них несомненно губельных. Если организм отвечает на прикосновение постороннего твердого тела тем, что как бы прилипает к нему, то мы имеем дело с явлениями тигмотаксиса (иначе стереотаксиса) и притом тигмотаксиса положительного, а отталкивающее действие прикосновения получает название тигмотаксиса отрицательного. Если опустить стеклянную палочку в каплю семенной жидкости таракана, то находящиеся в жидкости живчики пристанут головками к палочке, обнаруживая положительный тигмотаксис. Инфузория туфелька при прикосновении к постороннему телу начинает энергично работать ресничками в направлении к этому телу, а реснички, прикасающиеся к нему, остаются неподвижными (Jennings, 1897). Это тигмотаксическое влияние так сильно, что оно не может быть побеждено свойственным этой инфузории стремлением к отрицательному полюсу при прохождении постоянного тока (стр. 76).

Если организм, раздражаемый прикосновением, растет так, что плотно прилегает к постороннему телу, то мы говорим о положительном тигмотропизме (иначе стереотропизме).

Такое явление обнаруживают части выходящих растений, корневидные части колоний гидроидных полипов. Отталкивающее действие постороннего тела на рост представит явление отрицательного тигмотропизма. Так, напр., у гидроидного полипа *Tubularia* стебелек, на котором он сидит, прижимается к стеклу аквариума, т.-е. положительно тигмотропичен, а самый полипчик, изгибаясь, удаляется от соприкосновения со стеклом, т.-е. отрицательно тигмотропичен.

Если мы будем иметь дело с влиянием света, привлекающим многие подвижные организмы, напр., евглену, многих инфузорий, а равно и высших животных, то мы назовем это явление положительным фототаксисом (иначе гелиотаксисом), тогда как отталкивающее действие света, замеченное также на многих животных, мы назовем отрицательным фототаксисом. Самое явление, однако, довольно сложно и зависит от силы света и цвета лучей. Так, мелкие ракообразные (дафнии) сильно положительно фототаксичны при свете средней силы, слабее — при ярком свете и обыкновенно не бывают отрицательно фототаксичны. К желтым лучам они сильно положительно фототаксичны, даже и при сильном освещении, но к синим лучам отрицательно фототаксичны (Frisch u. Kupelwieser, 1913).

На высших животных, главным образом на членистоногих, тоже замечено, что они не только подчиняются влиянию разницы в степени освещения, но, ориентируя ось своего тела в определенном направлении к источнику света, то направляются к нему, то удаляются от него. Однако, означенная ориентировка иногда заменяется изгибанием тела и поворотом головы (Rode, 1903 и 1906). Стремление насекомых и других животных, напр., птиц, ночью на свет фонаря, маяка — явление другого порядка. Животное ночью видит только этот светящийся пункт и может ориентироваться только по нему, почему и летит к нему, тогда как днем оно видит большое число различно освещенных пунктов, по которым может ориентироваться, и тогда уже наступает выбор того или другого направления.

Положительный фототропизм (иначе гелиотропизм) обнаруживают многие зеленые части растений, а отрицательный — так называемые воздушные корни некоторых растений. Оба эти явления наблюдаются и на частях колоний гидроидных полипов. Отметим, что листья большинства растений становятся к лучам света так, что подставляют их действию свою наибольшую поверхность, т.-е. стремятся к перпендикулярному положению по отношению к падающим лучам, обнаруживая явления диафототропизма (иначе диагелиотропизма), но листья некоторых тропических растений поворачиваются к солнечным лучам под углом или даже острым краем, избегая таким образом губительного действия тропического солнца, и обнаруживают, следовательно, отрицательный диафототропизм.

По Лёбу при явлениях фототаксиса и фототропизма как у животных, так и у растений наиболее деятельными лучами являются наиболее преломляемые лучи, а именно синие и фиолетовые. Иначе обстоит дело по Гессу (Hess, 1909, 1910). Для животных наиболее деятельными являются те лучи, которые кажутся им наиболее яркими. В этом отношении зрение большинства животных должно быть сравниваемо со зрением человека, страдающего полной цветной слепотой или приспособляющегося к темноте и рассматри-

яющего спектр настолько слабый, что он кажется одноцветным. А в таком случае наиболее яркими кажутся не желтые лучи, как при зрении нормального глаза в достаточном освещении, а желто-зеленые и зеленые. Поэтому Гесс думает, что большинство животных не отличает цветов, как таковых, а распознает их только по степени яркости. а птицы и особенно черепахи синих и фиолетовых лучей не видят вовсе.

Однако, выводы Гесса вызвали указания на иные факты. Так, напр., по Фришу (Frisch, 1913; отчасти Baug, 1910, и др.) рыбы различают все цвета, но красный и желтый для них идентичны. Раньше Реньяр (Regnard, 1907) весьма остроумными приемами показал, что некоторые рыбы отличают белый, голубой, красный и желтый цвета. Еще большее число цветов считает различимыми для рыб г-жа Гольдсмит (Goldsmith, 1915), при чем наиболее сильное привлекающее действие на рыб оказывают, кроме белого, наиболее преломляемые лучи спектра. Но Гольдсмит это явление не считает за проявление фототаксиса. Во-первых, не все рыбы данного вида оказывают такое предпочтение, а только большинство, а во-вторых, при этом вовсе не замечается ориентировки тела по направлению источника раздражения, обыкновенно замечаемой при таксических явлениях. Таким образом означенное предпочтение фиолетового, синего и зеленого цветов есть уже явление психическое. Означенное противоречие между наблюдениями не устраняется и опытами американских исследователей над высшими позвоночными. Одни исследователи (де-Вас, Роза Гансон) считают кошек слепыми относительно цветов, а другие (Иергес, Уотсон, Лешме) доказывают, что птицы различают цвета, кроме голубого, синего и фиолетового. Вообще же, судя, напр., по приведенным выше данным касательно дафний, можно думать, что в этом отношении, как и в отношении границы между видимой и невидимыми частями спектра, существует в животном мире значительное разнообразие. Лёббок давно доказывал, что муравьи видят недоступные нашему глазу ультра-фиолетовые лучи. Такие же указания имеются относительно дафний (Herwerden, 1914) и др. А с другой стороны насекомые, в частности пчелы, не видят красного цвета, но хорошо различают разницу между двумя половинами спектра. Таким образом, в то время как видимый спектр одних животных (некоторых рептилий, птиц и др.) укорочен со стороны фиолетовых лучей, у других (у насекомых) — со стороны красных. Наконец, последнее время, по отношению к дафниям, высказывается Бехером (Becher, 1921) третья точка зрения, а именно, что они не различают цветов ни как таковых, ни по степени яркости, но они очень чувствительны к примеси ультра-фиолетовых лучей, вероятно, вызывающих болевые ощущения. Поэтому все растворы, пропускающие ультра-фиолетовые лучи (отчасти в слабой степени также голубые и фиолетовые), дают окраску, действующую на дафний отталкивающим образом, а не пропускающие такого действия не обнаруживают. Возможно, что эта точка зрения окажется применимой и к другим животным ¹⁾.

Одни организмы, напр., туфельки (*Paramecium*; рис. 32), амёбы (рис. 38), а также белые кровяные клетки позвоночных (Mendelssohn, 1912), при замыкании постоянного тока, двигаются к катоду, обнаруживая отрицательный гальванотаксис, другие — к аноду, обнаруживая положительный гальванотаксис. Влияние гальванического тока было впервые замечено и на высших животных, исследованных Германом, Нагелем, Лёбом и др. Так головастики лягушки и молодые рыбки становятся продольной осью параллельно направлению тока и головой к аноду. Некоторые черви (даже обезглавленные), а равно моллюски и личинки иглокожих устремляются к катоду (Carlgreen, 1900). Инфузория *Spirostomum* становится своей длинной осью перпендикулярно к направлению тока, обнаруживая сходство

¹⁾ Накопец Эвальд (Ewald, 1912) утверждает, что личинки (*Nauplius*) у многих ракообразных направляются всегда к ближайшему источнику света, хотя бы он был и слабее дальнейшего, и притом безразлично — желтого или зеленого цвета этот источник.

с отношением листьев к направлению лучей света ¹⁾. Несомненно, что некоторые организмы чувствительны по отношению к действию силы земного притяжения. Так, туфельки собираются у верхнего конца вертикально стоящей пробирки, а некоторые бактерии — у нижнего. Первые обнаруживают отрицательный геотаксис (иначе баротаксис), вторые — положительный. В сущности это движение вполне аналогично движению фототаксическому. Простейшие сначала ориентируют ось своего тела определенным образом по отношению к направлению действия силы земного притяжения. Так, живые жгутиконосцы становятся концом, несущим цитостом и жгутик, вверх, а убитые алкоголем, в зависимости от положения центра тяжести в их теле, плавают этим концом вниз. Затем движение по направлению к источнику силы или от него обуславливает положительный или отрицательный эффект.

Наиболее характерный пример геотропизма положительного обнаруживают подземные, а отрицательного — наземные части растений, при чем боковые ветвления опять-таки становятся под известным углом к напри-

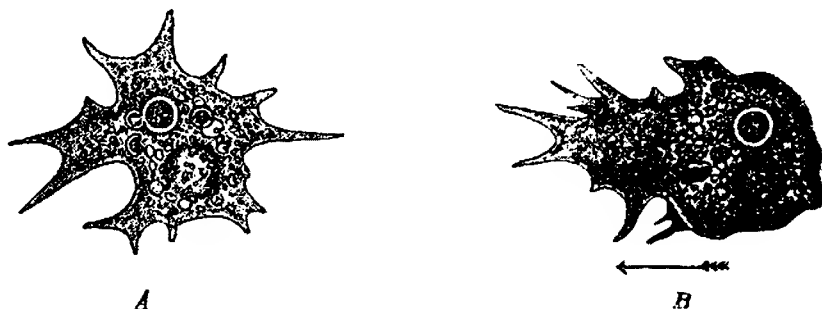


Рис. 38. А — амёба (*Amoeba diffluens*), ползающая без всякого раздражения; В — та же амёба, но после замыкания постоянного тока. Движение совершается по направлению стрелки. По Ферворну.

влению действующей силы. Точно так же многие организмы и растущие части растений обнаруживают то положительный, то отрицательный термотаксис и термотропизм, смотря по температуре, с какой имеют дело. Так туфельки (рис. 39) как показал Мендельсон (1896) устремляются из температуры ниже 24°C к более высокой, а из температуры выше 28° — к более низкой, т.-е. к температурам, составляющим наилучшее условие (*optimum*) для существования (ср. Woodruff a. Baitsell, 1911). Существуют указания на другие такие таксисы и тропизмы. Так Ру (1895 и 1896) утверждает, что искусственно удаленные участки разделившегося яйца сближаются, и приписывает это влиянию одной клетки на другую, или цитотаксису. Толкование это оспаривается О. Гертвигом (1897), считающим наблюдения

¹⁾ Впрочем, Пюттер (Pütter, 1900) показал, что и другие простейшие, обыкновенно устремляющиеся к катоду, становятся перпендикулярно к направлению тока, подобно *Spirostomum*, если они держатся в это время прикрепленными к твердой поверхности, т.-е. вместе с гальванотаксическим раздражением испытывают и тигмотаксическое. Пюттер предполагает, что и в случае со *Spirostomum* примешан тигмотаксис.

Ру неточными и приписывающего сближение участков яйца случайным амёбодным движением или влиянию токов в воде. Последующие наблюдения Румблера (1900) говорят за реальность этих явлений.

Замечено влияние тока воды на направление роста корней растений (напр., маиса), ветвей колонии гидроидов, а также на движение бактерий и живчиков, или реотропизм и реотаксис. Корни маиса растут навстречу току воды и обнаруживают положительный реотропизм. Некоторые черви (турбеллярии), многие моллюски, водные насекомые, водные личинки, рачки-бокоплавы (*Gammarus*) обнаруживают отрицательный реотаксис, тогда как рыбы и головастики—положительный (Dewitz, 1899; Steinmann, 1914). Хотя Лёб, давший ряд исследований в области таксических явлений, и полагает, что так называемые реотаксические движения могут быть результатом зритель-

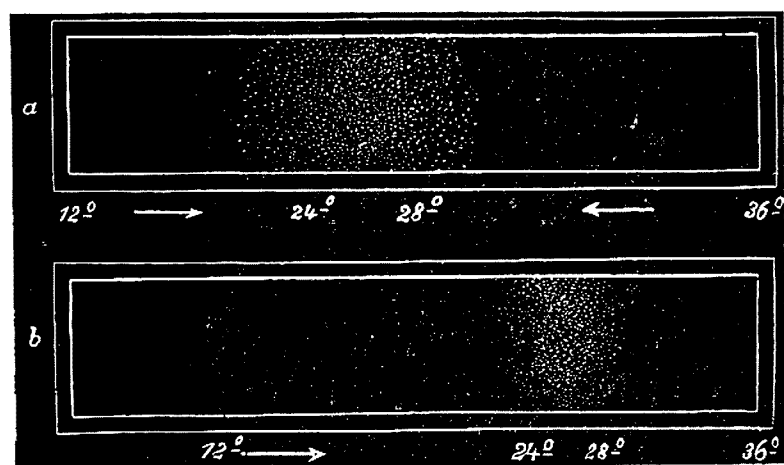


Рис. 39. Перемещение инфузорий туфельки (обозначенных белыми точками) в ванночке аппарата Мендельсона под влиянием перемещения пунты наиболее благоприятной температуры (24—28°).

ных и осязательных ощущений, но Штейнман на турбелляриях и личинках насекомых показал, что они действительно вызываются движением тока (Steinmann, 1914).

Но самое важное место среди этих явлений занимают вызываемые химическим воздействием: хемотаксис и хемотропизм. На первом месте надо поставить стремление большинства организмов к кислороду, напр., к водоросли, выделяющей на свету этот газ, к пузырьку воздуха, к краю стекла, покрывающего препарат (рис. 40). При этом для проявления реакции иногда достаточно ничтожнейшей примеси кислорода (для евглены, по Энгельману, достаточно примеси одной квинтиллионной миллиграмма). Иногда, впрочем, замечается стремление организмов к угольной кислоте. В растительных зеленых организмах это понятно, но иногда инфузории, напр., туфелька, привлекаются примесью угольной кислоты к воде. Явление это объясняют тем, что туфелька вообще привлекается слабыми кислотами, а щелочи и соли земельных металлов ее отталкивают (Jenning, 1897 и 1898).

Растворы различных веществ, смотря по степени концентрации, то привлекают организмы, то отталкивают. В опытах Пфедфера (Pfeffer, 1904) подвижные живчики папоротников, помещенные в сосуд, в котором находился раствор яблочной кислоты, в концентрации 0,0005%, устремлялись в капиллярную трубку, помещенную в этот сосуд и содержащую в себе раствор той же кислоты, но коего ‰ отношение было в 30 раз более, чем в сосуде. При более слабой концентрации раствора в трубке явлений положительного хемотаксиса не происходило, а при очень сильной наблюдался отрицательный хемотаксис. На живчики мхов привлекающим образом действует тростниковый сахар.

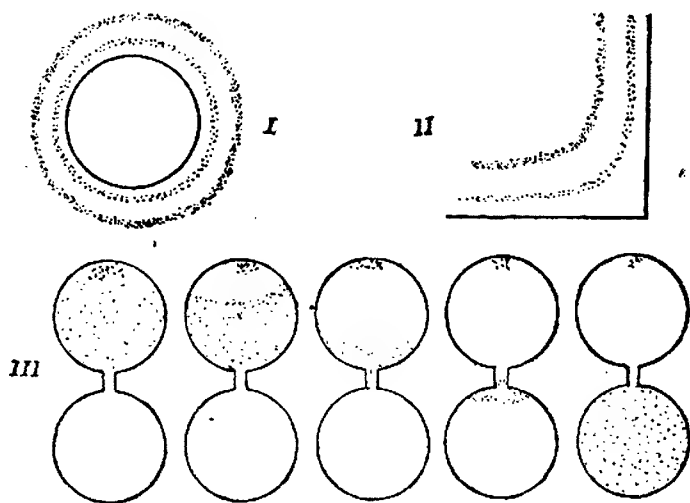


Рис. 40. Хемотаксис бактерий и инфузорий. I — около пузырька воздуха собрались в два круга: инфузории (*Anophrys*), образовавшие внутренний круг, и спириллы, образовавшие наружный круг. II — на углу покровного стекла собрались две зоны: наружная — инфузории и внутренняя — спириллы. В обоих случаях инфузории, нуждающиеся в большем ‰ содержания кислорода, чем бактерии, образуют зону, ближайшую к источнику кислорода. III — две капли воды, соединенные между собой водяным мостиком. Верхняя содержит инфузорий и крупинки поваренной соли. По мере растворения соли инфузории перебираются в нижнюю каплю, обнаруживая отрицательный хемотаксис. По Ферворну.

Привлекающим образом на белые кровяные клетки действуют выделения бактерий, а равно и вещества, находящиеся в отмирающих тканях, чем и объясняется стремление этих клеток к заглатыванию бактерий и частиц этих тканей. В свою очередь бактерии привлекаются некоторыми веществами и притом иногда в ничтожных дозах (гнилостные бактерии, по Пфедферу, реагируют на $\frac{1}{200,000,000}$ миллиграмма пептона; 1912). На корни растений привлекающим образом действует простая вода, столь необходимая для растения (гидротропизм).

Во всех этих явлениях надо отметить две особенности. Во-первых, хотя иногда они обнаруживаются организмом с большим постоянством и при всяких условиях, но в большинстве случаев явления эти изменяют свой характер, смотря по состоянию животного. Плазмодий слизистых грибов обнаруживает то положительный, то отрицательный гидротаксис.

Изменчивость
явлений такси-
са и тропизма.

Личинки крупного морского ракообразного — мечехвоста (*Limulus*, см. главу IV) тотчас по вылуплении обнаруживают положительный, а в более поздних стадиях — отрицательный фототаксис. У личинок мух, наоборот, перед закукливанием ясно выражен отрицательный фототаксис, у взрослых мух — положительный. Личинки (*Nauplius*) сидячего ракообразного морского жолудя (*Balanus*) после пребывания в темноте привлекаются слабым светом, но после продолжительного освещения устремляются в темноту (Groom a. Loeb, 1890).

Таким образом на характер явления оказывает влияние физиологическое состояние организма и предшествующие переживания. Кроме того, явления таксиса и тропизма могут быть изменены побочными влияниями, что, впрочем, тоже сводится к изменению физиологического состояния организма. Живущие в верхних слоях морей виды веслоногих ракообразных (*Copepoda*) положительно фототаксичны при 22°, но индифферентны при 23—25° и отрицательно фототаксичны при температуре выше 25°. Повышение концентрации морской воды усиливает явление, а разжижение даже извращает его (Rose, 1912).

Точно так же отрицательный геотаксис туфельки может быть изменен в положительный встряхиванием, повышенной температурой и прибавлением щелочей и кислот (Sosnowski, 1898). Точно так же туфелька делается положительно гальванотаксичной в физиологическом растворе поваренной соли и снова отрицательно гальванотаксичной в растворах белка.

Во-вторых, мы видели, что характер действия того или другого агента зависит от его силы, напр., той или другой высоты температуры при термотаксисе и термотропизме, той или другой степени концентрации раствора при хемотаксисе и хемотропизме, но и эта зависимость является непостоянной.

Мы видели (стр. 77), что инфузории предпочитают температуру между 24—28°, но цифры эти будут ниже, если предварительно выдержать инфузорий на холоду, и выше, если выдержать в тепле. Точно так же, если в опыте Пфёффера (стр. 79), мы слишком возвысим концентрацию в капиллярной трубке, то получим явление отрицательного хемотаксиса, но если мы увеличим потом концентрацию раствора и в сосуде, то тогда живчики, как бы привыкнув к большей концентрации, опять будут привлекаться раствором, находящимся в трубке и действовавшим на них сначала отталкивающим образом.

Объяснение таксисов и тропизмов. Все эти явления обыкновенно рассматривают как психо-физические, т. е. стоящие на границе между психическими и физическими и связанные с некоторыми неясными и смутными ощущениями, которые, может быть, свойственны живому простейшему, как это думает, напр., Бюцли, и живой клетке вообще. Во многих случаях мы покуда имеем лишь отдаленные догадки, какие именно ощущения влияют на животных. Так, напр., относительно влияния геотаксического Иенсен (1892) и Фервори думают, что простейшее обладает способностью воспринимать разницу в давлении в верхних слоях жидкости и в нижних, как бы она ни была мала. Может быть, некоторые явления таксических и тропических могут быть сведены одно к другому. Лёб, напр., пытается свести явления геотропизма и геотаксиса к хемотропизму и хемотаксису.

Для объяснения геотаксиса и геотропизма Дёб (1898) предполагает, что в плазме или в тканях обнаруживающих это явление животных имеются вещества различного удельного веса, так что то или другое изменение положения животного или его органа сопровождается перемещением составных веществ. Эти перемещения прямо или косвенно могут вызвать усиление химических реакций, происходящих на одной какой-нибудь стороне животного или органа, и тем самым вызывать химическое раздражение, а это последнее влияет на движение и рост в силу хемотаксических свойств организма.

Близкое к этому толкование допускается ботаниками для объяснения некоторых проявлений геотропизма у растений: так, например, если отрезать верхушку обыкновенно отрицательно геотропичного главного стебля у растения, напр., у пшты, сосны и др., то на место ее становится одна или даже две из боковых ветвей. Возможно, что то вещество, которое регулирует рост верхушки, подчиняясь отрицательному влиянию силы земного притяжения, посылается в верхушечный побег, а при его отсутствии в боковую ветвь (Геррера, Паллади). Дёб (1896) пытается свести явления гальванотаксиса также к хемотаксису, т.-е. к изменению химических процессов в теле животного под влиянием тока. Точно так же явления цитотаксиса могут быть сведены к хемотаксису, т.-е. к влиянию клеточных выделений на соседние клетки.

С другой стороны, к растениям давно применяется гипотеза, допускающая, что раздражения, вызываемые силой тяжести, воспринимаются плазмой клеток той или другой части растения вследствие перемещения в клетках крахмальных зерен, неизбежно подчиняющихся действию силы тяжести и перемещающихся в клетке при изменении положения органа (Haberlandt, 1900 и 1902; Немей, 1901). Это восприятие сравнивают с таковым у Метазоа, обладающих органами чувства пространства (стр. 191 и 192).

Эти органы, или статолиты (рис. 137), представляют обыкновенно пузырьки с твердыми, чаще всего известковыми включениями, по перемещению коих под влиянием силы тяжести животное судит о положении своего тела. Кёлер (Koehler, 1921), работавший с *Paramecium* мелко раздробленным железом и применив действие магнита, заметил, что инфузории становятся параллельно силовым линиям. Кёлер считает доказанным, что инфузория также воспринимает давление включений, находящихся в ее теле, как и вышнее животное — перемещение известковых телец статолита. Таким образом так наз. статолитовая теория геотаксиса и геотропизма применима и к простейшим, поскольку по крайней мере дело касается ориентировки тела по направлению действия силы.

Наконец были неоднократно деланы попытки дать этим явлениям чисто механическое объяснение. Так Румблер думает, что явление отрицательного хемотаксиса у амёбодийных организмов можно объяснить тем обстоятельством, что то или другое вещество влияет на поверхностное натяжение амёбы, усиливая его со стороны наибольшей концентрации этого вещества, и тем самым вызывает перемещение, согласно вышеизложенной гипотезе Бючли-Румблера (стр. 42), в сторону наименьшей концентрации и, следовательно, наименьшего поверхностного натяжения. Ферворн объяснил явления гальванотаксиса тем, что одни простейшие испытывают при замыкании тока сокращение со стороны анода, а со стороны катода — расслабление и потому двигаются в сторону последнего, а другие — наоборот.

Не будем забывать, что те же явления хемотаксиса и гальванотаксиса обнаруживаются не только у организмов, двигающихся амёбодийно или при помощи ресничек, но и у перемещающихся другими способами. Если объяснение Румблера и Ферворна, с некоторой натяжкой еще применимо к организмам, двигающимся при помощи ресничек, то оно неприменимо по отношению к организмам, двигающимся иными способами.

Другие (Carlgreen, 1890 и 1900; Вирков, 1899) сводят явления геотаксиса к кататрофическому действию тока, которому подчиняются мертвые животные и частицы, взвешенные в жидкости, по которой проходит ток. Но при этом выяснилось, что неживые объекты переносятся в области наиболее сильного действия тока; тогда как живые организмы уходят в область более слабого действия тока, почему пути тех и других не совпадают.

Вообще подобные объяснения покуда могут иметь лишь весьма ограниченный круг применения, и свести все явления этой категории к физико-химическим процессам невозможно (Jennings, 1904), тем более, что эти раздражения воспринимаются не всегда индифферентной протоплазмой, но и органами чувств, и не только у животных, но и у растений (стр. 73).

На совершенно противоположной точке зрения стоят те, кто все эти явления считает проявлением сознания в клетке.

Сознание вообще в высшей степени сложный акт, требующий присутствия высокоорганизованной нервной системы. Мы не знаем, что такое сознание, но знаем, что для возникновения его организм должен суммировать получаемые им впечатления. Единственным органом для суммирования их может служить нервная система, имеющая общий центр, в котором может происходить это суммирование, а не разбросанная, состоящая из отдельных клеток, какую мы видим у низших многоклеточных (см. главу III). Эти животные, несмотря на присутствие нервной системы, вряд ли способны к сознательным актам.

Наблюдения Ферворна (Verworn, 1889), Дембовского (1912) и др. показали, что ядро простейших отнюдь не представляет какого-либо психического, центра и что любой отрезанный участок тела амёбы проявляет те же самые психические свойства, как и целая амёба.

Движения простейших также отличаются чрезвычайным однообразием, и хотя есть формы, обладающие способностью к различным способам движения, как мы видели выше (стр. 34), но обыкновенно каждому виду в определенный период его жизненного цикла свойственно лишь одно характерное движение.

Можно заставить инфузорий заглатывать кусочки бумаги, волоски и др. непригодные для питания вещества. Правда, тщательные наблюдения Метальникова (1912) показали, что при кормлении инфузорий, напр., туфельки, веществами непереваримыми и переваримыми наблюдается разница: пищевые вакуоли (рис. 32), образующиеся около первых, меньше и циркулируют в плазме они быстрее, чем вакуоли около переваримых частиц. Непереваримые вещества принимаются все медленнее и медленнее и наконец вовсе перестают приниматься¹⁾.

Дочерние особи, происшедшие через деление такой наученной опытом инфузории, снова заглатывают непереваримые частицы. Однако, эти факты допускают различное толкование, и их можно рассматривать как видоизменение таксических свойств под влиянием предшествующих переживаний (стр. 80).

Отметим опыт Смита (Smith, 1908), наблюдавшего, что та же туфелька пролезает через узкую трубочку (меньшего диаметра, чем ее тело) сначала довольно медленно (4—5 минут), но, пробыв долгое время (12 часов) в трубочке, пролезает ту же трубочку гораздо скорее (в несколько секунд). Однако Пюттер (Pütter, 1914) объясняет это ускорение не научением, а потреблением кислорода и накоплением продуктов выделения в трубочке, что и заставляет инфузорию улизывать из трубочки скорее.

Точно так же Дженингс описывает, что инфузория трубоч (Stentor; рис. 31), если на ее ротовое углубление направить легкий ток воды, сжимается, как будто пугается. а если, после действия тока в течение некоторого времени, его прекратить, то при возобновлении его трубоч, как будто привыкнув к явлению, уже не пугается. Однако, по мнению Пюттера, здесь мы имеем дело с утомлением, аналогичным утомлению нашей нервной системы.

По мнению Пюттера простейшие реагируют на всякое раздражение как автоматы. и мы заранее можем сказать, как они будут вести себя в том или другом случае. Во всяком случае это один из наименее выясненных вопросов.

¹⁾ Есть мнение, что причиной этого является угнетение жизнедеятельности (депрессия, см. ниже стр. 113), периодически проявляющаяся в культурах инфузорий (Владимирский, 1916).

Обратимся теперь к явлениям размножения клеток. Между различными формами размножения различают три главные: деление, когда материнская клетка всецело распадается на две дочерние клетки (рис. 41); почкование, представляющее то же деление, но дочерние клетки при этом весьма неравной величины: одна большая отделяет от себя одну или несколько меньших (рис. 42); наконец, распадение клетки сразу на несколько мелких клеток (рис. 44).

Роль ядра и центрозоны при размножении клеток.

При делении клеток удалось установить с полной ясностью, что величина клетки стоит в тесной зависимости от величины ядра и вообще от количества хроматина. Герасимов (1901 и 1902) показал на спирогире, что вызванные действием холода (стр. 69) двуядерные клетки достигают вдвое большей величины, чем одноядерные. Во всех случаях, когда в животных клетках удавалось уменьшить или увеличить вдвое количество хроматина (см. глава V и VII), уменьшилось или увеличилось и количество плазмы в клетках. Это проявление того же соотношения между ядром и плазмой, на которое обратил внимание Р. Гертвиг и с которым мы уже познакомились выше (стр. 57).

Самый распространенный способ размножения — деление клетки на две части. Делению клетки в нормальных условиях всегда, повидимому, предшествует деление ядра, и в большинстве случаев делению ядра предшествует деление центрозоны. Можно даже думать, что протоплазма клетки в своем делении следует лишь за делением ядра и центрозоны. Опыты Бовери (Boveri, 1896) и Циглера (Ziegler, 1896) показали, что можно в некоторых случаях у морских ежей наблюдать разделение яйца на две части и притом так, что одна часть содержит только ядро, а другая только центрозому. Результаты, полученные обоими исследователями, не вполне согласны. Ядро без центрозоны может иногда вызвать деление протоплазмы, хотя его энергия, повидимому, ослаблена, но что касается до центрозоны, то в опытах Бовери (при развитии яйца, оплодотворенного живчиком другого вида) она делилась сама, но не вызывала деления протоплазмы, тогда как в опытах Циглера (при развитии неоплодотворенных яиц) центрозома в участках, лишенных ядра, делилась, и вслед за ней начинала делиться и протоплазма. Циглер наблюдал у мор-

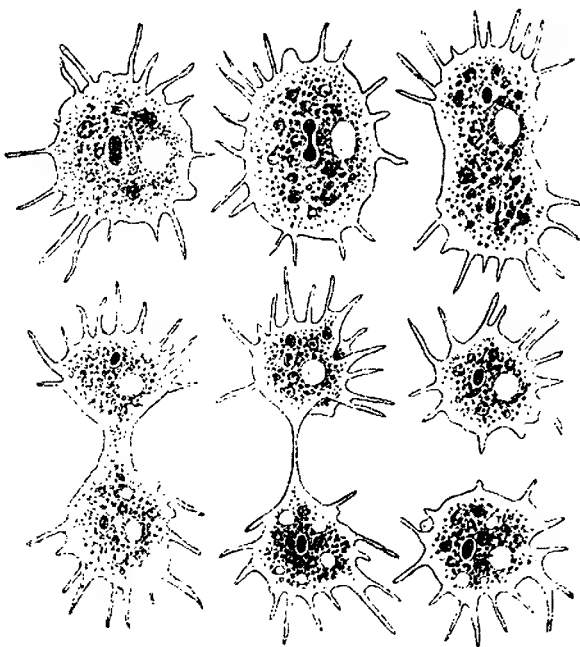


Рис. 41. *Amoeba polypropia* в последовательных стадиях деления. Светлое пятно — сократимая вакуола; темное — ядро. Из Ланга по Ф. Э. Шультце.

ского ежа яйцо, которое разделилось так, что одна часть его содержала ядро, а другая центрозоу. Обе части делились и дали стадию полого шара (бластулу), как и при нормальном развитии, но часть клеток этого шара содержала лишь центрозоу, а другая часть — лишь ядра.



Рис. 42. А, В, С — различные стадии образования почек (почкование) сосущей инфузории *Podophrya gemmipara*: cv — сократимые вакуоли; St — стебелек, на котором сидит инфузория; N — ядро; Kn — почки; KnN — части ядра, входящие в состав почек; T — придатки, служащие для высасывания добычи, наприм., других инфузурий. По Р. Гертвигу

Весьма разнообразные отклонения при делении яиц морского ежа получил Уильсон (Wilson, 1901), подвергая эти яйца действию эфира. Этеризирование вызывает приостановку деления, но при ослаблении влияния эфира наблюдалось деление ядер без деления самих клеток, деление центрозою без деления ядер и клеток, а равно деление центрозою с последующим делением клеток, но без деления ядер. Случаи деления ядра без участия центрозоу и случаи деления центрозоу без ядра наблюдались весьма многими исследователями (см. Herlant, 1919).

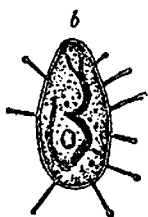


Рис. 43. Отделяющаяся почка *Podophrya gemmipara*, но еще не обратившаяся в стебельчатую форму. По Гертвигу.

При вышеупомянутых (стр. 69) опытах Бальбиани над перерезкой инфузурий, если он отделял у трубача (*Stentor*), готового разделиться, но еще не получившего перетяжки на теле, передний участок, не содержащий ядра, то этот участок начинал делиться, и образовались две ресничных спирали, две вакуоли, но до конца деления все-таки не доходило. Впрочем, очевидно, что для вполне успешного разделения клетки необходимо участие как ядра, так и центрозоу, но в некоторых случаях возможно разделение клетки под влиянием только одного из этих органоидов. Из этого, конечно, отнюдь, не следует, что за делением ядра или центрозоу неизбежно должно следовать деление клетки. Как существуют многоядерные клетки, так могут существовать и безъядерные, но многоцентрозоные участки, если влияние разделившегося ядра или разделившейся центрозоу не может победить сопротивление протоплазмы. Во всех случаях, когда наблюдалось деление безъядерных клеток, как напр., Барфуртом (Barfurth, 1895) при развитии неоплодотворенных яиц курицы (хотя

Lécaillon, 1910, описывает при этом деление настоящих ядер), Кушакевичем (1912) при развитии из половых клеток уклоняющихся безъядерных живчиков у моллюсков, Равитцем (Rawitz, 1901) при делении оплодотворенных незрелых яиц голотурий и в других случаях, вероятно, наблюдатели

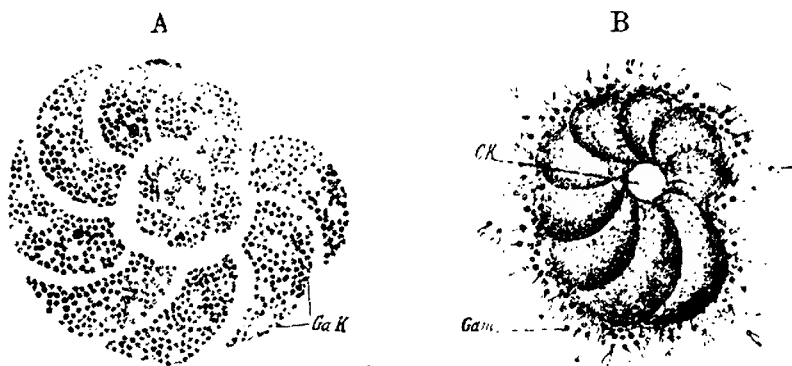


Рис. 44. Размножение у раковинной многокамерной корненожки *Polystomella crispa*. А — протоплазма корненожки, содержащая массу мелких ядер — Ga K. По Листеру. В — корненожка в момент выхождения из нее жгутиковых зародышей — Gam, образовавшихся из ядер и окружающих их участков плазмы; СК — центральная большая камера. По Шаудинну.

имели дело с клетками, делящимися под влиянием разделения одной только центрозомы. Яйцо морской звезды, по удалении ядра, разделилось несколько раз под влиянием угольной кислоты (Mcclendon, 1908). Так как центрозома по происхождению ядерной природы, то эти факты несколько не являются парадоксальными. Ядро может принять на себя функцию центрозомы, как это и имеет место у многих одноклеточных, но центрозома может исполнять только одну или несколько ядерных функций, во всяком случае лишь весьма ограниченных и определенных, ибо сама по себе она, вероятно, является лишь обособившейся и специализированной частью ядра. Перейдем к морфологической стороне процессов размножения клетки.

С точки зрения происходящих в ядре процессов, мы можем различить двоякое деление ядра: в одном случае ядро просто перетягивается на две равных (рис. 45) или неравных части: в другом случае процесс разделения

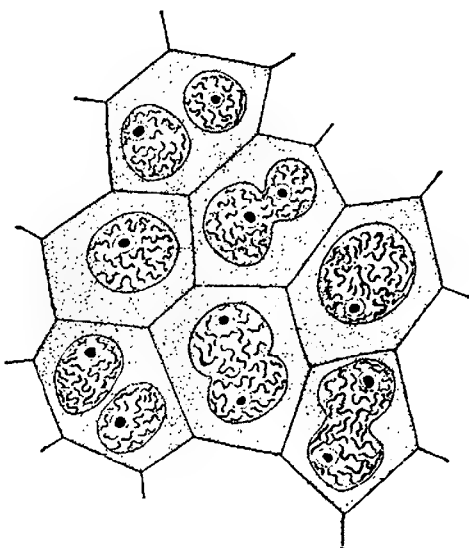


Рис. 45. Прямое деление клеток, окружающих яйцо в личинке (фолликулярных) таракана. По Уилеру.

Прямое деление и переходные формы к кариокинезу.

ядра на две обыкновенно равных части сопровождается сложными видоизменениями в распределении хроматинового и ахроматинового вещества, носящими название митоза, или кариокинеза. Явления эти впервые были сообщены Московскому Обществу Любителей Естествознания проф. ботаники

Чистяковым в 1872 году, но его данные относительно каких-то меридианов и экватора на клеточном ядре показались тогда мало вероятными, и он умер, не доведя до конца своих исследований. Точное открытие этих процессов принадлежит А. Шнейдеру (1873), а впоследствии целый ряд исследователей изучил эти напоминающие отчасти сетку глобуса фигуры при делении ядра, а именно: Майцель, Бючли, Фоль, Страсбургер, Ван-Бенеден, Гертвиг и др. Таким образом, мы можем различать двойное деление ядра: кариокинетическое, или митотическое, или не прямое, и амитотическое, или прямое. При прямом делении (рис. 41 и 45), обыкновенно, ядро просто перетягивается и при этом сохраняет свою структуру, покоящегося ядра, при чем между двумя дочерними ядрами некоторое время замечается иногда ахроматиновая перемычка (Немилов, 1903). Ядрышки, если они есть, при этом тоже делятся. Деление ядра при почковании (рис. 42), при чем отделяется от ядра одна или несколько меньших частей, по существу не различается от прямого деления.

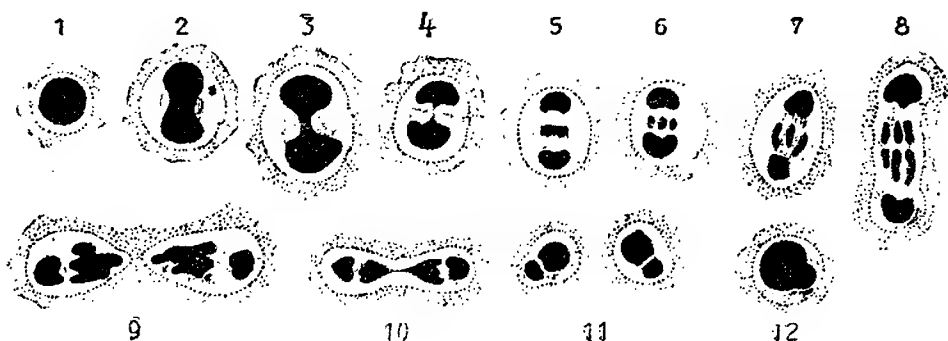


Рис. 46. Простейшая форма митотического деления (промитоз) ядра у *Амобы* (*Vahlkampffia*) *limax*. 1, 2, 3 — образование полярных колпачков, или пластинок, между которыми заметно слабо красящиеся скопление мелких хроматиновых зернистостей; 4, 5, 6, 7 — формирование из этих зернистостей хромозом; 8 — деление хромозом на дочерние; 9, 10, 11 — расхождение дочерних хромозом и деление ядра; 12 — соединение хромозом и полярного колпачка в одну массу. По Валькамффу из Люэ.

Пытались различить два типа прямого деления: в одном случае ядро растягивается и принимает бисеквитообразную форму, в другом — ядро подразделяется кольцевой складкой и принимает скорее форму цифры 8. Но между этими двумя типами существуют переходы, и различить их невозможно (Новиков, 1910).

Что касается до роли центрозомы при прямом делении, то она до сих пор не выяснена, хотя она иногда наблюдается при этом в клетке.

Иногда центрозома опирает собой перетяжку, точно сжимая делящееся ядро (Meves, 1897), иногда точно ввинчивается в ядро, вызывая образование в нем воронкообразного углубления и потом отверстия и как бы обуславливая дальнейшее распадение его на несколько частей (Göppert, 1891), то просто нараве центриол лежит около ядра (Макеммов, 1908; Новиков, 1908).

Но едва ли центрозома играет важную роль при прямом делении. Она не принимает участия и при почковании, напр., у солнечников, у которых в отделяющейся почке центрозома образуется заново (Schaudinn, 1896).

Некоторые примитивные формы кариокинетического деления мы находим у простейших. Так, у амёб (*Amoeba limax*) ядро представляет собой, по видимому, почти одну центриолу (без оболочки и липина), но содержит центриолу (на рис. 46 не изображена).

Сначала делится центриола, а затем и карิโอзома, образуя два колпачка, заключающие в себе по центриоле и лежащие на полюсах ядра, почему они и получили название полярных пластинок. Между ними можно заметить скопление хроматиновых зернистостей, лежащих на протяжении ахроматинового пучка, соединяющего обе пластинки. Зернистости складываются потом в небольшое число отдельных, или хромозом, которые делятся поперечно каждая на две. Каждое ядро получает половинное число этих хромозом, а затем претерпевает обратное изменение в покоящееся ядро. Эта форма деления получила название промитоза (рис. 46) (Vahlkampff, 1905).

При делении микронуклеуса инфузорий (O. Hertwig, 1895) тоже обособляется хроматиновое вещество от ахроматинового (рис. 47): ахроматиновое вещество распределяется по двум полюсам в виде двух полярных пластинок (В), тоже содержащих, по видимому, всегда по центриоле, протекшей делением первоначальной центриолы (на рис. 47 не изображены), хроматиновое же — по экиатору начинающего вытягиваться ядра в виде параллельно идущих нитей (Е). Дальнейший процесс состоит в том, что каждая такая нитевидная хромосома разрывается пополам поперечно и отходит к полюсам (F, G), но между двумя пучками хромозом остаются некоторое время соединительные ахроматиновые

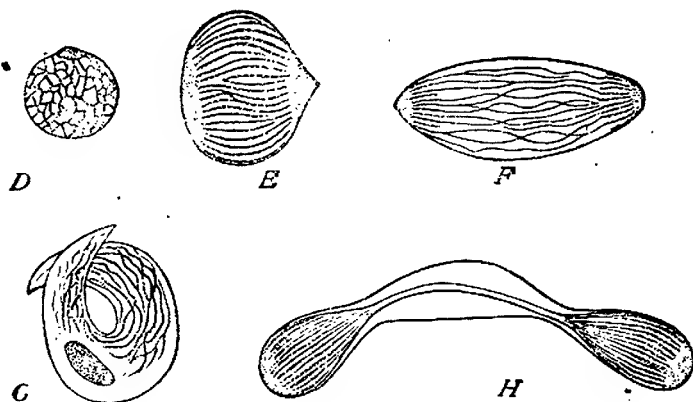


Рис. 47. D—покоящееся ядро туфельки (*Paramecium*); E—изменение в распределении хроматина; F—расхождение хроматиновых нитей; G—полное разделение яд; H—деление самого ядра. По Гертвигу.

полоски. Наконец следует разделение ядер. Макронуклеус же при размножении инфузорий делится амитотически (рис. 48) ¹⁾. Говоря вообще, у простейших встречается и продольное (рис. 51) и поперечное деление, но у инфузорий деление совершается всегда в поперечном направлении (рис. 49), при чем обыкновенно в задней половине образуется новая глотка, или же глотки обеих новых особей образуются через разделение глотки старой особи, а в передней — образуется новая сократимая вакуола. Если встречается в виде исключения, у некоторых сидящих на стебельке инфузорий, продольное деление (рис. 50), то Бюкли его объясняет тем, что инфузории прикреплялись в сущности спинной (противоположной ротовому углублению) стороной, а не задним концом, так что их кажущееся продольным деление есть в сущности поперечное.

У других простейших мы встречаем дальнейшее приближение к типичному каркинетическому делению ядра. Если обратимся к делению ядра солнечника *Actinosphaerium* (R. Hertwig, 1899), при образовании так наз. редукционных телец (см. ниже, рис. 52), то

¹⁾ Однако, у некоторых инфузорий (*Chilodon*) описаны центриолы не только в микронуклеусе, но и в макронуклеусе, коего деление тоже отчасти напоминает каркинетическое (Nägler, 1911). С другой стороны описываются расы инфузорий (в том, числе и раса *Paramecium caudatum*), у которых нет микронуклеуса, но которые размножаются делением (Woodruff, 1921). Возможно, что хроматиновые элементы микронуклеуса у них заключены в макронуклеусе.

у него не только в полирион пластинке появляется выделение из ядра центриола, но и обозначается отходящий от нее конус ахроматиновых лучей, хотя в других делениях того же *Actinosphaerium* центриолы не наблюдалось. Далее центриола делится на две части, лежащие на полюсах ядра, и сообразно этому уже имеются два ахроматиновых конуса, образующих вместе ахроматиновое веретено. Хроматин в это время концентрируется в хромозомы, сначала располагаясь по экватору ядра, а потом делаясь каждая поперечно на две части, отходящие к полюсам ядра и образующие там по одному скоплению хроматина. Затем каждая половина этой фигуры принимает форму обычного пузыревидного дочернего ядра, но дочерние ядра первоначально соединены ахроматиновой перемычкой.

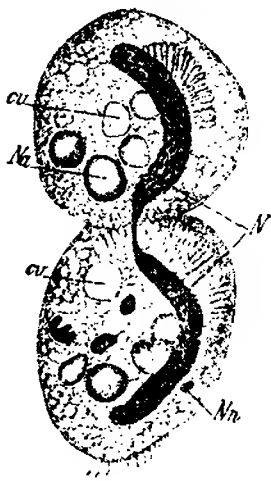


Рис. 48. Поперечное деление инфузории *Euplotes*. Cv — сократимые вакуулы; N — макронуклеус в делении; N₁ — микронуклеус, уже разделившийся; N₂ — пищевые вакуулы. По Калкинсу.

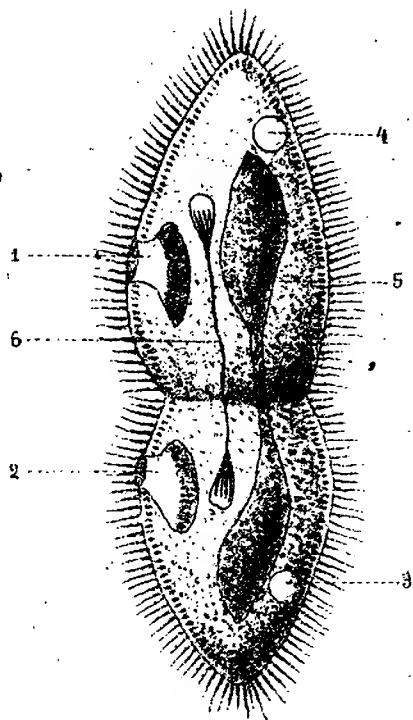


Рис. 49. Пифузория туфелька (*Paramecium*) во время деления: 1 — глотка первоначальной особи; 2 — вновь образовавшаяся глотка; 3 — сократимый пузырек первоначальной особи; 4 — вновь образовавшийся сократимый пузырек; 5 — макронуклеус во время деления; 6 — микронуклеус во время деления. Из Л. и В. Шимкевич.

У других простейших встречаются и настоящие центрозомы, образуемые выходящими из ядра центриолами и плазматической центросферой, и деление ядра приближается к типичному каркинетическому. Замечательно, что различные степени такого приближения наблюдаются иногда и в одной и той же группе, напр., у амёб (Chatton, 1911). У вышеупомянутой *Paramecia eilhardi* (рис. 35) роль т. наз. придаточного ядра (стр. при делении мало чем отличается от таковой центрозомы (Schaudinn, 1896).

Из приведенных описаний видно, что не только центриолы, но и ахроматиновое веретено у простейших лежат в ядре, хотя ядерная оболочка во время деления обыкновенно исчезает.

Но у жгутиконосцев встречается такая форма деления, при которой ахроматиновое веретено залагается вне ядра, а ядерная оболочка удерживается в течение всего процесса. Эта форма деления получила наименование деления Грасси. При рассмотрении типичного каркинеза многоклеточных мы увидим, что ахроматиновое веретено обыкновенно первоначально лежит, как и центрозома, вне ядра, и только в редких случаях, напр., в мужских половых клетках аскариды центрозома помещается первоначально тоже в ядре (Brauer, 1894).

При прямом делении хотя и наблюдалось иногда присутствие центрозомы, но роль ее, как мы видели, не выяснена, тогда как при настоящем каркинетическом делении центрозома играет весьма важную роль. Во многих клетках, обыкновенно, находим две центриолы, ибо разделение центриолы может происходить очень рано: иногда в то время, когда еще не окончилось первое деление, центриолы уже делятся и готовят таким образом следующее деление. Во всяком случае, деление центриолы и затем центрозома предшествует делению ядра. Клетка перед делением, обыкновенно, принимает округлую форму. В самом ядре происходят следующие процессы. Ядро делается несколько больше в объеме, начинает сильнее окрашиваться основными анилиновыми красками, так как количество

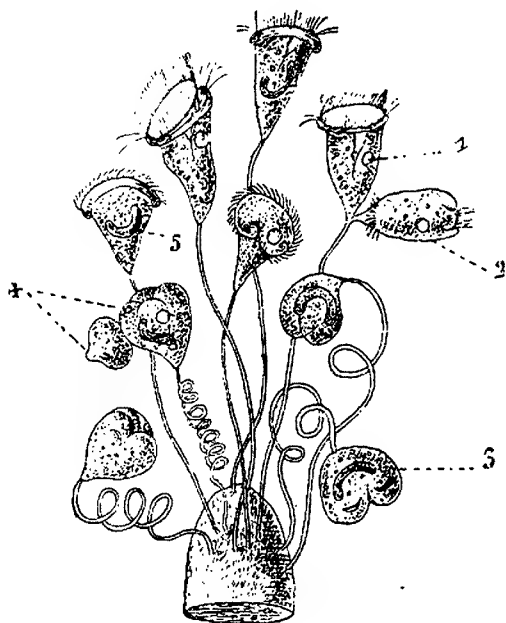


Рис. 50. Инфузория сувойки (*Vorticella*): 1 и 2—две особи после разделения; более молодая особь (2) имеет на нижнем конце венчик ресниц; 3—особь в начале деления; 4—две особи — одна на стебельке, другая — молодая свободная, севшая на первую для конъюгации (см. ниже); 5—ядро. Из Ланга.

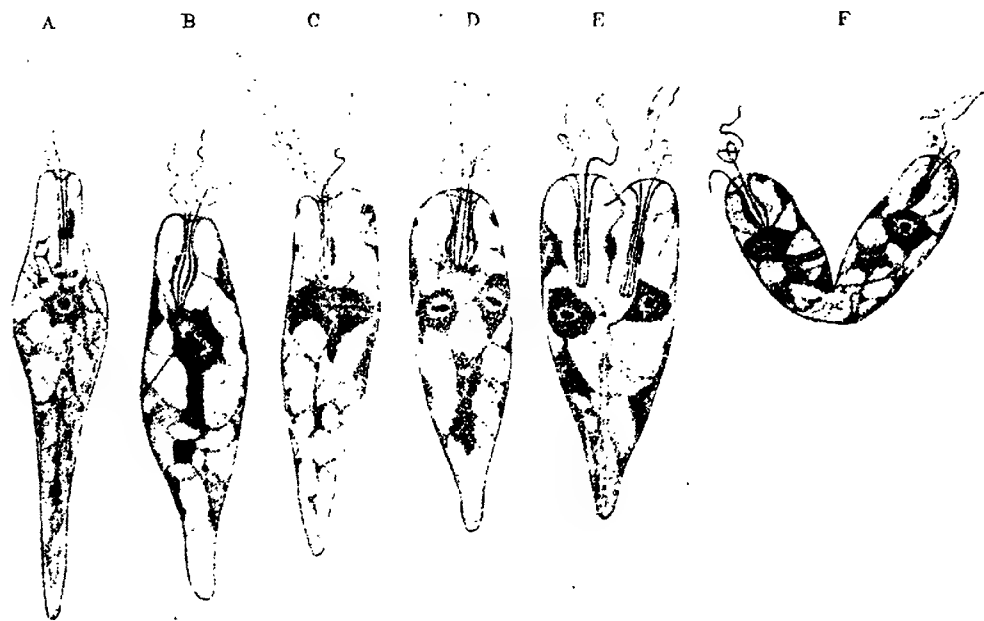


Рис. 51. А—F—продольное деление жгутиконосца *Eutreptia viridis*. По Штейеру.

базихроматина возрастает на счет оксихроматина, и переходит в стадию клубка (spigem). Хроматиновая сеть его распадается на отдельные, первоначально не-

правильные и ветвистые участки, или хромозомы, которые постепенно принимают форму извитых палочек, сначала довольно длинных и тонких и расположенных без особого порядка (стадия густого, или плотного, клубка) и потом более толстых и коротких и нередко сходящихся около центрозомы (стадия рыхлого клубка) (рис. 53, А, В). В некоторых случаях, повидимому, наблюдается в ядре в этой последней стадии один длинный, завитой жгут, который потом распадается на отдельные палочковидные хромозомы. Ядрышко не принимает участия в образовании хромозом и потом исчезает (А, С), появляясь в дочерних клетках вновь. В это время в протоплазме клетки появляются около центрозома две системы радиально расходящихся лучей (В, D), а также третья система лучей, соединяющая центрозома между собой и имеющая форму веретена. Оболочка ядра растворяется, и системы лучей проникают



Рис. 52. Деление ядра *Actinosphaerium* при образовании так наз. редукционных телец (см. ниже): 1—в полярной пластинке образовалась выделением из ядра центриола; 2—центриола разделилась на две; 3—образование ахроматинового веретена и расположение хромозом по экватору; 4—деление каждой хромозомы на две; 5—образование двух пузыревидных ядер. По Р. Гертингу.

в ядро, направляясь к хромозомам (D). Эти лучи образуются в значительной мере насчет протоплазмы клетки, хотя, конечно, и ахроматиновое вещество ядра, близкое по природе к самой протоплазме, также может принимать участие в их образовании, по мере того как они проникают в область ядра. Центрозома постепенно расходятся (D) и ложатся на полюсах ядра. Когда это произошло, то ядро получает форму веретена, на полюсах коего лежат центрозома с отходящими от них радиальными лучами, а в наиболее широкой части веретена залегают хромозомы (E, F).

Ахроматиновое веретено, таким образом, обыкновенно составлено частью из лучей, или нитей, тянущихся от одной центрозома до другой, частью из лучей, тянущихся от центрозома до хромозом и прикрепляющихся к ним. Иногда лучи, непрерывно соединяющие центрозома и происходящие от первоначального веретена (B), ложатся в центральной части веретена и получают название центрального веретена в отличие от наружных лучей, тянущихся от центрозома до хромозом. Иногда же такого обособления не замечается. Вся эта стадия носит название веретена, или экваториальной

пластинки, ибо хромозомы расположены по экватору ядра, или, наконец, звезды (aster), ибо хромозомы чаще всего имеют форму петель в виде буквы V и, будучи обращены узким концом к центру клетки, при рассмотрении со стороны полюсов действительно напоминают звезду (рис. 55). В некоторых случаях наблюдалось, что часть радиальных лучей, отходящих

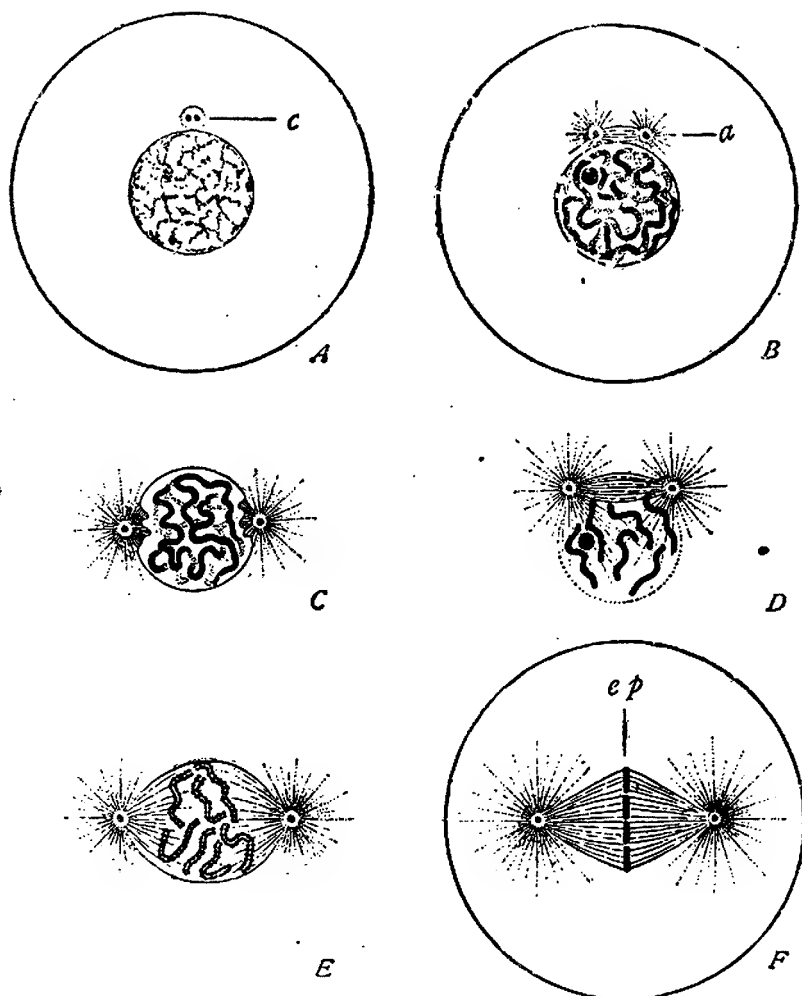


Рис. 55. Схематическое изображение каркинетического процесса: **A** — покоящееся ядро с ядрышком и разделившейся центриолой (с); **B** — стадия клубка и образование центрального веретена с астрасферами (а); **C** и **D** — два различных типа след. стадии: **C** — без обособленного центрального веретена, **D** — с обособленным центральным веретеном; **E** — след. стадия типа **C**: хромозомы уже расщеплены вдоль, и образуется ядерное веретено; **F** — дальнейшая стадия типа **D**: каркинетическая фигура сформирована, а хромозомы образуют экваториальную пластинку (ер). Из Хильсона.

от центрозома, именно противоположная лучам, идущим к хромосомам, доходит до самых поверхностных слоев клетки. Эта часть лучей получила название противоположащего конуса. Затем наступает весьма важный момент в делении: каждая хроматиновая петля, начиная от вершины, делится вдоль на две петли (рис. 54, G). Впрочем, иногда это расщепление начинается

гораздо ранее (рис. 53, К), когда еще хромозомы не успели занять строго определенного положения на экваторе, а иногда даже еще в стадии клубка.

Расщепление хромозом происходит продольно, но описываются случаи и поперечного деления, хотя, на основании теоретических соображений (см. главу V), теперь сомневаются в их действительности. Затем, образовавшиеся две звезды, как бы притягиваемые сокращением ахроматиновых лучей, начинают расходиться к полюсам ядра. Эта стадия (рис. 54, Н;

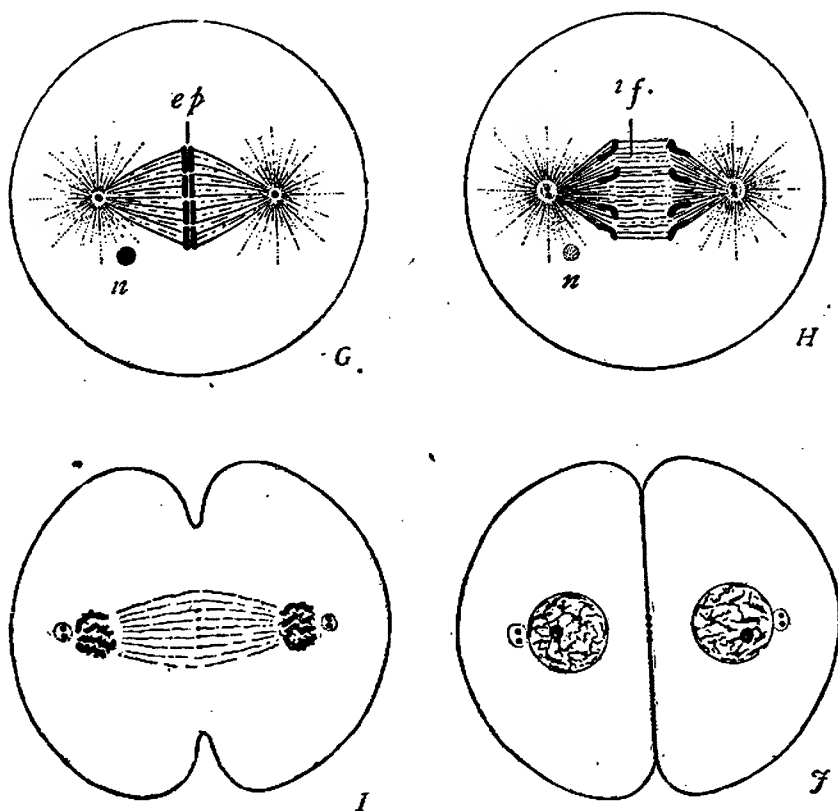


Рис. 54. Дальнейшие стадии каркинетического процесса (см. рис. 53): G — расщепление хромозом (ef); n — ядрышко; H — хромозомы расходятся, а между ними заметны волокна центрального веретена (if), ядрышко — исчезает, а центриолы уже снова разделены; I — начало деления клетки и обратная метаморфоза ядра; J — клетки разделены; ядра перешли в стадию покоя и образовались ядрышки. Из Уильсона.

рис. 55) носит название двойной звезды (diaster). Между двумя расходящимися звездами наблюдаются соединяющие их ахроматиновые волокна, а равно становятся заметными волокна центрального веретена, если оно сохранило самостоятельность. Уже в этой стадии каждая из центриол может разделиться на две (54, H). А потом делится и протоплазма клетки. Оба ядра постепенно возвращаются к своему покоящемуся состоянию, иногда проходя стадию двух клубков (dispirem). Хромозомы каждого ядра становятся ветвистыми, утончаются, складываются в сеть, и каждое получает по одному ядрышку и окружается оболочкой. Лучистое расположение протоплазмы

исчезает. Деление закончено. Стадии клубка получила название профазы, стадия звезды — метафазы, стадия двойной звезды — анафазы, а дальнейшие стадии — телофазы.

Главный смысл каркинетического деления заключается в разделении хромозом: благодаря ему хромозомы дочерних клеток являются совершенно подобными между собой, ибо представляют две продольных половины одной и той же петли, и число их всегда соответствует числу хромозом материнской клетки. А так как все клетки каждого организма происходят делением одной яйцевой клетки, то ясно, что число хромозом во всех клетках данного организма будет одно и то же. Вообще же это число обыкновенно (хотя не всегда, как увидим ниже) четное, и чаще кратное двух или трех. Число это постоянно не только для данной особи, но и для всех представителей данного вида или подвида. Иногда хромозом бывает только 2, иногда 4, 6, 12, 14, 16, 18, 20, 24 и более.

Хромозомы.

У одной радиоларии (*Aulacantha*) насчитывают во время деления более 1.000 хромозом (Borgert, 1900). У человека в клетках тела 48 хромозом

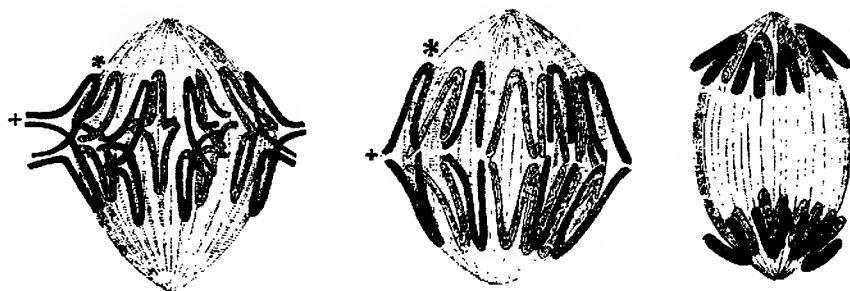


Рис. 55. Схематическое изображение последовательного расхождения хромозом к полюсам. По Флеммингу.

(Winiwarter, 1912). Преобладание четности объясняется тем, что хромозомы каждой клетки тела в сущности наследуются от оплодотворенного яйца, в котором соединяются хромозомы матери (т.-е. яйца) и хромозомы отца (т. е. живчика).

Известны случаи, когда простые, или унивалентные, хромозомы могут сливаться по две и более и образовывать бивалентные и поливалентные хромозомы. У лошадиной аскариды (*Ascaris megaloccephala*) одна часть особей имеет 4 унивалентных хромозомы в клетках, а другая — 2 бивалентных. Тех и других рассматривают как особые вариететы (*var. univalens* и *var. bivalens*) одного и того же вида. Отметим, что обыкновенно в половых клетках наблюдается вдвое меньшее число хромозом, чем в клетках тела или соматических. Первые клетки именуются гаплоидными, вторые диплоидными. Нечетное число хромозом тоже встречается в половых клетках (см. главу VI).

Давно было высказано предположение, что именно хромозомы являются главными носителями наследственных свойств организма. Косвенным аргументом в пользу этого предположения считается, между прочим, наблюдаемое иногда соответствие между изменением числа хромозом и изменением

какого-нибудь признака. Так, у различных видов веслоногого рачка циклопа (р. Cyclops) уменьшение числа хромосом сопровождается уменьшением рудиментарного зачатка задней (пятой) пары ножек (рис. 57). Разница в числе хромосом наблюдалась в клетках различных разновидностей одного и того же вида растений: *Oenothera lamarckiana* имеет 14 хромосом, разновидность ее *gigas* имеет 23, а другая ее разновидность *lata*— 15 хромосом.

Таким образом, хотя хромосомы в покоящемся ядре не отличимы, но они настолько резко обособлены при делении, что возможно допущение существования их и в покоящемся ядре, где они, хотя не выражены, но тем не менее предуготованы¹⁾. Это обстоятельство дало повод Раблю

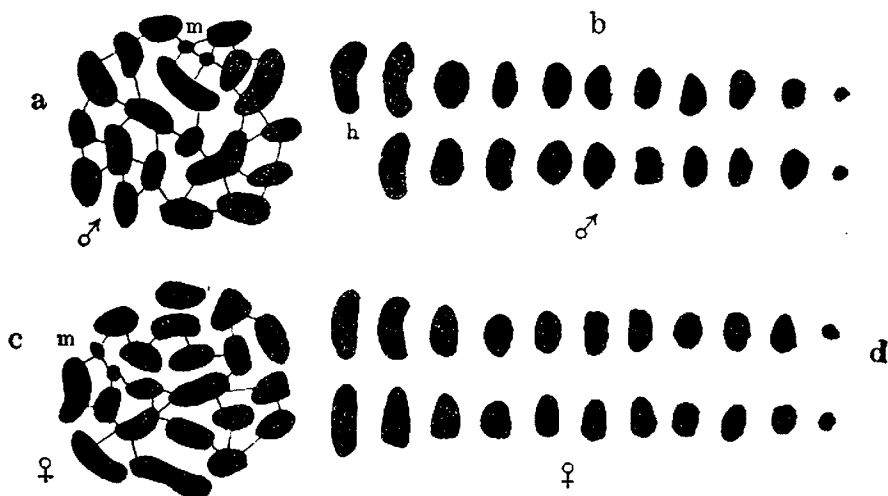


Рис. 56. Хромосомы половых клеток клона *Anasa tristis*: а и б—в мужской, с и д—в женской клетке; а и с—хромосомы, видимые с полюса в стадии экваториальной пластины; б и д—они же, распределенные поварю; m—малые хромосомы; h—особая хромосома или гетерохромосома, не имеющая себе пары. По Уильсону.

и Бовери развить гипотезу автономности и индивидуальности хромосом. согласно коей они представляют самостоятельные органойды, способные к росту, размножению делением и передающиеся из материнской клетки в дочерние, и притом хромосомы являются неодинаковыми по своим наследственным и другим свойствам. Иногда хромосомы различаются явно по форме и величине, что с ясностью выступает при развитии половых клеток (рис. 56). При этом каждая хромосома имеет ей соответственную гомологичную хромосому, или партнера, что и соответствует вышеуказанному происхождению хромосом от отца и от матери. С исключением из этого правила мы познакомимся позже (см. главу VI). Весь комплекс разнородных хромосом клетки называют гарнитурой.

Так как хромосомы составляют главных носителей наследственных свойств, то для полной передачи последних необходима наличность всех

¹⁾ Некоторые биологи, как Гертлинг и др., допускают все-таки возможность распада хромосом в течение жизни клетки и потом их выкристаллизовывания вновь.

хромозом в яйце, т.-е. всей гарнитуры, и отсутствие части их ведет к дефектам развития и полной его остановке. К этому явлению мы тоже еще вернемся (см. главу V).

Отметим, что обыкновенно сами хромозомы состоят из хроматинных отдельных частей — хромомер, иногда явно выраженными и придающих хромозомам четковидную форму. При делении хромозом вдоль каждая хромомера расщепляется на две.

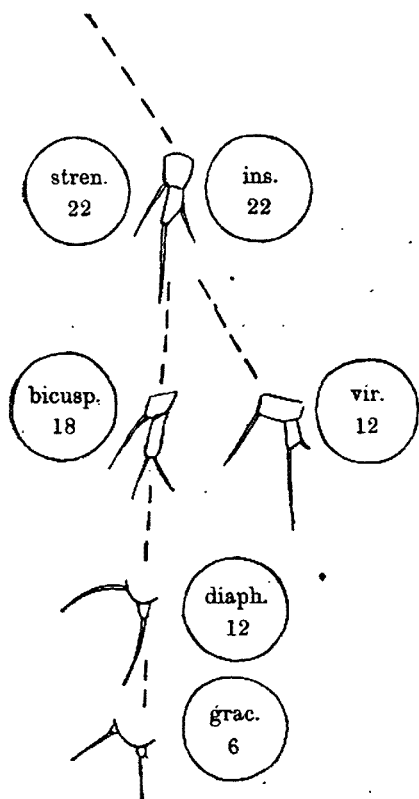


Рис. 57. Рудиментарная ножка (пятой пары) различных видов циклопов: *Cyclops strenuus* и *insignis* — с 22 хромозомами; *bicuspidatus* и *viridis* — с 18 и 12 хромозомами; *diaphanus* — с 12 и *gracilis* — с 6 хромозомами. По Брауну.

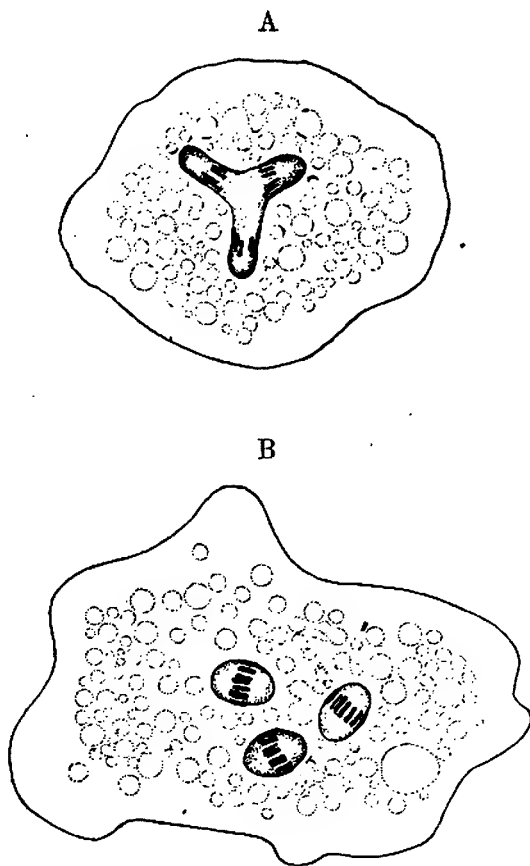


Рис. 58. Мультиполярное деление ядра сразу на три ядра у *Amoeba (Vahlkampffia) bistadialis*. По Кюну.

Есть некоторые теоретические соображения, с которыми мы познакомимся позже и которые заставляют идею индивидуальности распространить и на хромомеры.

При разделении клетки на несколько частей сразу или при образовании многоядерных клеток процесс деления ядра может идти различно. Иногда ядро делится обычным каркинетическим или прямым делением, и получается многоядерная клетка, которая потом может сразу распасться на части, число коих соответствует числу образовавшихся ядер. В других случаях хромозомы ядра могут распределяться между двумя, тремя и даже более центрами.

Такие фигуры деления, получившие наименование мультиполярных, наблюдались первоначально лишь при ненормальных условиях (см. ниже), но потом были обнаружены

Разделение ядра на несколько частей сразу.

я в нормальных условиях, напр., у амёб (Kühn u. Wasielewsky, 1914; Kühn, 1915). Самый процесс мультиполярного деления (рис. 58) недостаточно изучен.

Встречаются и совершенно своеобразные формы деления ядра, напоминающие мультиполярное. Так Мартынов (1909, 1911) описывает, что в зародышевой оболочке (amnion) свиньи ядра как бы начинают делиться кариокINETически, и хромозомы расщепляются, но потом, по исчезновении оболочки ядра, хромозомы распределяются в плазме клетки на 3—5 групп, и каждая группа дает покоящееся ядро (рис. 59). Центрозоны при этом не наблюдались.

У *Paramoeba eilhardi* сначала делится придаточное ядро, играющее вообще роль центрозоны, а за ним и главное, при чем к каждому центрозоному участку присоединяется один ядерный, а затем на соответственное число частей разделяется и вся клетка (рис. 35). Самый процесс деления ядра в данном случае тоже недостаточно выяснен (Schaudinn, 1896).

Шаудинн описал (1894) тоже весьма своеобразную форму деления ядра у раковинных корненожек (рис. 60). При этом хроматин ядра, вследствие последовательного проникновения вакуол жидкости из протоплазмы, превращается в вакуолистую массу, одевающуюся оболочкой. Эта масса состоит из ахроматиновой субстанции, содержащей массу хроматиновых зернистостей. Содержимое вакуол играет роль ядерного сока. Затем,

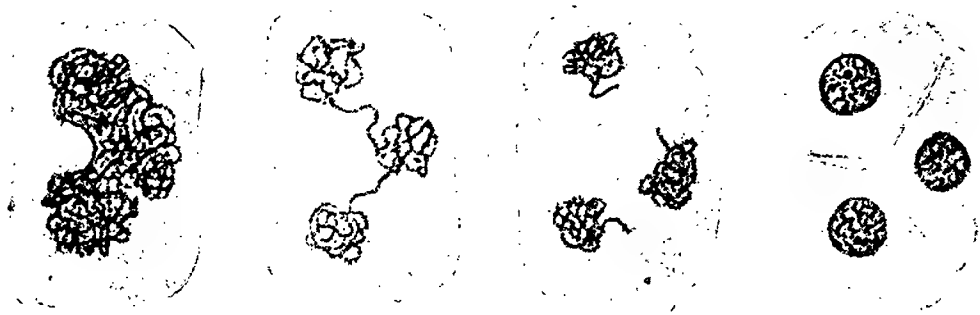


Рис. 59. Четыре последовательные стадии деления клетки в зародышевой оболочке (амнионе) зародыша свиньи. Хромозомы одного ядра в стадии клубка разделяются на три (или более) ядра, и клетка делится сразу на три (или более) клетки. По Мартынову

замечасмый на периферии ядра альвеолярный, состоящий из удлиненных ячеек слой становится заметнее, ячей его более удлиняются, хроматин же, сконцентрировавшийся сначала в середине ядра, постепенно перемещается по разделяющим ячей прослойкам ахроматинового вещества к периферии ядра и там образует ряд правильно расположенных скоплений, из коих каждое представляет собой дочернее ядро. С обособлением дочерних ядер и вся протоплазма корненожки распадается на дочерние клетки, представляющие собою следующее поколение. Эта форма деления интересна потому, что показывает наглядно, насколько важна роль вакуолизации и вообще поступления жидкости в ядро при его делении.

Наконец, как уже было упомянуто (стр. 68), у простейших наблюдаются случаи, когда ядро распадается на хромиды, а последние группируются вновь в дочерние ядра, около которых и обособляются дочерние особи.

Обратимся теперь к вопросу, какое соотношение существует между прямым и непрямым делением. Надо думать, что прямое деление, представляя простейшую форму, в то же время является, вероятно, и древнейшим.

Так как первоначально было обнаружено преобладание прямого деления в клетках дегенерирующих или слишком специализованных, то возникла мысль, что клетки, нормально размножающиеся кариокINETически, при дегенерации или крайней специализации, переходят к прямому делению (Flemming, Ziegler, vom Rath). Однако, скоро обнаружили факты другого рода.

Давно было обращено внимание, что прямое деление наблюдается в тканях при их возобновлении после поранения, т.е. при регенерации (Fraisse, 1888), и точно также оно наблюдается в клетках, усиленно питающихся (Rüge, 1889; Ziegler, 1891).

Бальбиани и Геннеге (Balbiani et Hennegu, 1896) заметили, что, если отрезать голову хвост, то он прирастает потом к телу, но в месте срастания клетки покровной, обыкновенно размножающиеся митотически, размножаются прямым делением. Гартман (Hartmann, 1911), ускоряя деление амёб повышением температуры, вызвал также слияние хромозом при промитозе и переход к прямому делению. Точно также Петер (Peter, 1899), в питательных (сертолиевых) клетках мужских органов позвоночных наблюдал прямое деление.

Отсюда возникло предположение, что прямое деление является более ускоренным процессом, и что клетки возвращаются к этой древней форме деления с одной стороны в тех случаях, когда процесс размножения их идет ускоренным темпом (Child, Patterson, Wiemann), а с другой тогда, когда энергия ядра поглощена процессом питания (Peter, 1899)¹⁾.

С другой стороны, переход к прямому делению наблюдался при некоторых неблагоприятных условиях. Так, Геккер вызвал переход непрямого деления в прямое в яйцах пресноводных рачков (циклопов) действием эфира (Haescker, 1899). Ранее этого такое же

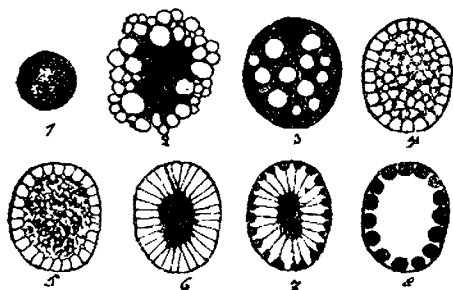


Рис. 60. Восемь последовательных стадий деления ядра *Calcutuba polymorpha*. По Шаудинну.

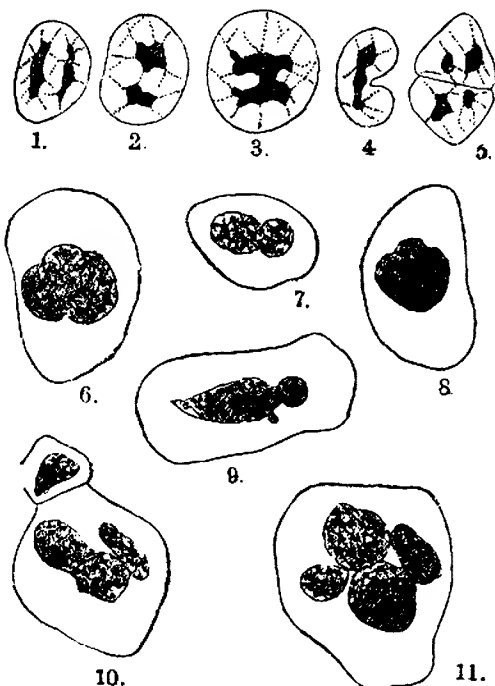


Рис. 61. Деление клеток при искусственных условиях; 1—5 ядра клеток зародышевого диска головного моллюска (*Loligo*), делящиеся в $\frac{1}{2}\%$ растворе сернокислого марганца; 6—11—клетки зародышевого диска того же животного с ядрами, размножающимися почкованием и простым делением в $\frac{1}{14}\%$ раствора кофеина. По Шамкевичу.

изменение было получено на клетках водорослей (*Spirogyra*) действием эфира (Pfeffer, 1889) и холода (Герасимов, 1892).

Мне удалось наблюдать (1899), что в яйцах головного моллюска *Loligo*, развивающихся в слабых растворах кофеина, бромистого натрия, сернокислого марганца, ядра вместо каркинетического деления размножаются или прямым делением (вследствие слияния хромозом), или почкованием (рис. 61). Такой же переход к прямому делению наблюдался мною (1902) на элементах куриного яйца, при введении в белок солей лития.

¹⁾ Журдан (Jourdan, 1912) считает причиной амитоза модификацию центрозоми, напр., в базальные тельца в ресничных клетках (стр. 70), которые, по его наблюдению, делятся амитотически. Другие исследователи видели в них настоящий митоз.

Как у головоногих, так и у кишечнокишечных процесс питания этих дегенерирующих клеток был явно повышен¹⁾.

Как же согласовать преобладание амитоза с одной стороны в клетках, находящихся в неблагоприятных условиях или даже дегенерирующих, а с другой — в усиленно питающихся и ускоренно размножающихся?

Вообще говоря, можно согласиться с мнением ботаников, что прямое деление наблюдается тогда, когда обмен веществ в клетке повышен (Nathanson, 1900; Морковия, 1902). Это повышение наблюдается не только при заживлении ран, регенерации, усиленном питании, но и при действии холода, анестезирующих веществ и вообще при неблагоприятных условиях. Прежде чем перейти к дегенерации, клетка пытается бороться с этими условиями повышенным обменом, что и сопровождается переходом к прямому делению. Наблюдавшийся (Pierallini, 1896; Galeotti, 1896) переход к прямому делению под влиянием фарадических токов и повышенной температуры, вероятно, надо объяснить косвенным влиянием этих факторов, а именно тоже повышенным обменом веществ (Шимкевич, 1902). В общем же тот или другой способ размножения ядра, надо думать, обуславливается накоплением в клетке особых энзимов, при чем центриола, может быть, является не только опорным пунктом для прикрепления ахроматиновых лучей, но и носителем энзимов, обуславливающей каркинетическое деление. Если же для возникновения каркинетического процесса необходимо присутствие известной энзимы, то, устраняя ее образование или нейтрализуя ее действие перенесением клетки в искусственные условия, но не ослабляя позыва клетки к делению, тем самым изменяем самую форму деления. Если примем, что во всех случаях нормального прямого деления, которые, как мы видели, могут быть обобщены как частные случаи повышения обмена веществ, создаются аналогичные условия, то переход к прямому делению получит некоторое объяснение.

Отметим, что есть некоторые группы, как, напр., турбеллярии и ленточные глисты, у которых каркинетическое деление хотя и встречается в клетках тела, но крайне редко, а сохраняется лишь в половых клетках и при развитии зародышей (Young, 1912).

Попытка
объяснения
каркинеза.

Посмотрим теперь, какие гипотезы были высказаны для объяснения явления каркинеза. Само собой напрашивается предположение, не являются ли центрозоны пунктами притяжения, наподобие магнитных или электрических. Галлардо (Gallardo, 1896) произвел такой опыт. Он взял цилиндрический сосуд, наполненный терпентином с кристаллами сернокислого хинина, и на концах его поместил по одному пугочному проводнику, стоявшему в сообщении с электростатической машиной. При разрядах последней он получил расположение кристаллов хинина около пугочек, какое представляет ахроматиновое вещество при непрямом делении, т.-е. систему лучей веретена и две системы лучей около центрозоны. Идея относительно участия магнитических сил при делении клетки была высказана Гениеги и Циглером (1895), но опыты Галлардо только лишь воспроизводят внешнюю сторону явления, не прибавляя никакого нового аргумента в пользу этой идеи. Заметим, однако, что по наблюдениям Галеотти (Galeotti, 1896) гальванические токи не оказывают никакого прямого влияния на делящиеся клетки. Фарадические токи, влияя на протоплазму клеток и, вероятно, на происходящие в ней течения, вызывают, как это наблюдалось и ранее, изменение формы клеток, но это происходит только в пунктах приложения электродов. Клетки, а равно и каркинетические фигуры их, удлиняются по напра-

¹⁾ Карпов (1904) полагает, что большинство случаев прямого деления, полученных при искусственных условиях, не есть таковые, а представляют собой уклоняющиеся формы каркинетического деления.

влиянию тока, вероятно, вследствие возникающих в протоплазме течений (рис. 62), но на направление самого деления ток не оказывает влияния. Точно так же, напр., ток вызывает в лягушечьем яйце расположение пигмента около двух точек, соответствующих полюсам тока. Эти данные как бы подрывают несколько гипотезу о преобладающей роли электромагнитических сил в процессе деления.

Ряд других авторов, как Ван-Бенеден (1883), Рабль (1884), Бовери (1888), а в последнее время Гейденгайн придают главное значение сокращению лучей, или по их представлению фибрилл, ахроматиновой и плазматической фигуры. Мы остановимся на воззрениях Гейденгайна (Heidenhain, 1895 и 1896), иллюстрируемых придуманным им механизмом.

В клетке Гейденгайн отличает (рис. 63) ось, соединяющую центр ядра, центр клетки и центрозому (микроцентр) — три точки, лежащие в покоящейся клетке на одной прямой. Если бы в клетке не было ядра, то центрозома лежала бы в центре клетки, а вследствие присутствия ядра она лежит эксцентрично. От центрозомы к периферии клетки тянутся фибриллы, сократимые и равной длины. При отсутствии ядра они удерживали бы центрозома в центре клетки, но так как ядро сдвигает центрозома, то одни из фибрилл, в силу их эластичности, укорачиваются, другие — удлиняются, и наиболее длинные фибриллы, охватывающие кругом ядро, находятся в состоянии наибольшего натяжения.

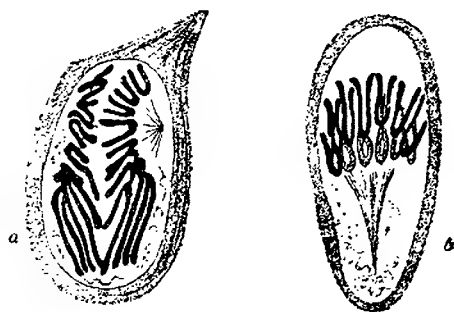


Рис. 62. Ядра двух клеток из эпидермиса лягушки в состоянии деления при действии электрического тока: *a* — электрический ток направлен поперечно оси каркинетической фигуры; *b* — по ее продольной оси. По Галеев.

Гейденгайн для воспроизведения этих отношений взял округлый стол. Центрозома изображалась двумя связанными кольцами. К ним прикреплялись каучуковые шнуры равной длины, при чем одна половина шнуров прикреплялась к одному кольцу, другая к другому, а другим концом все шнуры были укреплены на периферии стола. Положение центрозома было в центре стола. Затем между шнурами вкладывался округлый кусок картона, изображающий ядро. Если два кольца, изображающие центрозома, соединить пучком растяжимых нитей, то они, как показывает рис. 64, под влиянием натяжения каучуковых шнуров, разойдутся. Таким образом это расхождение изображает деление центрозома, при чем в клетке это расхождение сопровождается, вероятно, разрастанием центрального веретена, соединяющего центрозома. Очевидно, что, если бы обе центрозома (в модели — кольца) поместились на полюсах ядра (т.е. картона), а ядро в центре веретена (т.е. соединяющих кольца нитей), то тогда клетка достигла бы стадии равновесия и покоя. Но в клетке мы имеем дело не с неподвижной окружностью, как в модели, а с упругой, и натяжение фибрилл не остается без влияния на форму клетки. Если вместо окружности стола взять ободок из гибкой

стали (рис. 65), укрепив внутри его таким же образом два кольца, соединенных растяжимыми нитями равной длины с гибким ободком, то, в силу условий натяжения, расхождение колец будет сопровождаться изменением формы ободка в овальную и даже образованием посредине его перетяжки, представляющей как бы начало деления самой клетки. Таким образом, деление центрозомы, ядра и клетки происходит всегда в направлении, перпендикулярном к клеточной оси, и деление по Гейденгайну, является

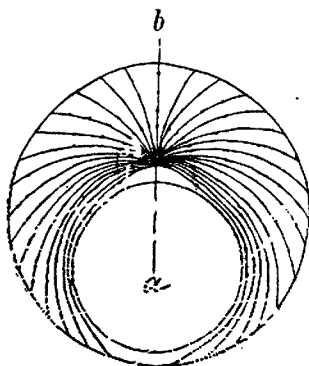


Рис. 63. Схема клетки по Гейденгайну; ab —клеточная ось, соединяющая центры ядра и клетки с центрозоной.

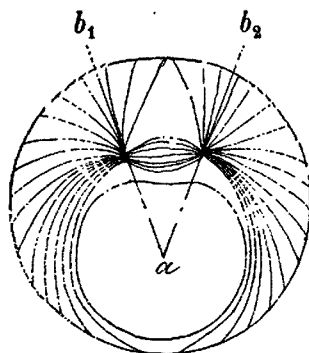


Рис. 64. Схема деления клетки по Гейденгайну; ab_1 и ab_2 —две оси, соединяющие центр ядра с двумя центрозомами.

следствием условий натяжения клеточных фибрилл. Самое натяжение обуславливается положением ядра и натяжением поверхностных слоев клетки, вследствие некоторого давления со стороны находящейся в клетке жидкости, или так называемого тургора.

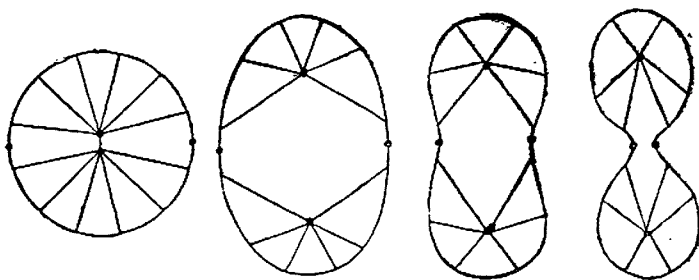


Рис. 65. Схема, объясняющая деление клетки по Гейденгайну. Периферическая линия обозначает ободок из гибкой стали, радиальные линии—растяжимые шнуры.

Наконец, третье воззрение, высказанное Бюкли и развитое Румблером (Rumbler, 1896), ищет причину деления в осмотических явлениях, происходящих в клетке. Бюкли было показано, что звездчатые фигуры можно получать в желатине кругом пузырьков воздуха, и что лучистое расположение вызывается осмотическими процессами. Румблер показал, что, если в искусственно приготовленную пенно-ячеистую смесь вдуть пузырек воздуха, который превышает размерами соседние ячеи в 10 раз, то можно заметить, что первоначально зигзагообразное расположение ячей изменяется около него в прямолинейное и радиальное, так что разграничивающие ячеи

прослойки напоминают собой расположение лучей около центрозомы. Если потом втянуть опять из пузырька воздух в себя, то с уменьшением пузырька это расположение опять переходит в зигзагообразное.

Если взять смесь глицерина и желатина, уплотнить их и окрасить метиловой зеленью, а затем эти твердые кусочки поместить в жидкую такую же смесь, а потом затвердить эту смесь в пикриновой кислоте, подражая таким образом затвердению живых тканей для приготовления разрезов, и точно так же исследовать эту смесь на разрезах, то кругом каждого зеленого кусочка можно заметить радиально расходящиеся лучи. Румблер думает, что лучистость есть следствие проникновения жидкой массы в твердые зеленые кусочки. Вода диффундирует в плотные кусочки, вследствие чего ближайшие к ним ячеи становятся более вязкими и эластичными и оказывают известное тянущее действие на кусочки. Таким образом, лучистое расположение есть видоизменение ячеистого строения под влиянием перемещения жидкостей. Осмотическое перемещение жидкостей, по Румблеру, является главной причиной, вызывающей деление центрозомы и ядра. Замечено, что центрозома в начале деления уменьшается, а ядро увеличивается в объеме. Если мы допустим, что лучи протоплазмы, отходящие от центрозомы (рис. 66) и образовавшиеся вследствие вышеуказанных осмотических явлений, окружают ядро на подобие кольца, то увеличение объема ядра должно вызвать напряжение этих лучей и разрыв их в месте наиболее эластичном — в области центрозомы, что и вызовет ее разделение и расхождение ее частей. Наступает увеличение объема двух центрозом и вследствие этого образование около них системы лучей. В силу чисто механических законов, разделившиеся центрозомы устремляются по направлению лучей наименьшего радиуса, т.е. к полюсам ядра.

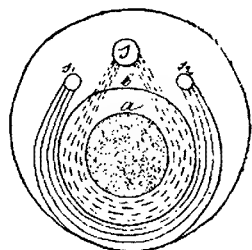


Рис. 66. Схема деления клетки по Румблеру: а — ядро до имbibирования; б — контур ядра после имbibирования жидкостью; S — центрозома и ход лучей до разделения ее; s и s' — центрозома и ход лучей после разделения.

При таком положении части ядерного веретена, ближайшие к центрозомам, отдавшие более воды этим последним, будут эластичнее и более вязкими, чем экваториальные части веретена. В силу происходящих осмотических процессов менее эластичные и более богатые водой ячейки притягиваются более эластичными и менее богатыми водой, а, следовательно, экваториальные ячейки будут приближаться к полярным, увлекая при этом хромозомы по направлению к двум полюсам. Затем центрозомы снова теряют способность имbibирования водой и уменьшаются, протоплазма принимает равномерную консистенцию и лучистость пропадает. Таким образом, Румблер главным фактором сокращения лучей считает перемещение жидкости, т.е. явления осмоса в различных частях клетки. Впрочем, он, как и Гейденгайн, допускает (1897) влияние целого ряда факторов: изменения объема ядра, натяжения лучей, изменения формы клетки перед делением и др., но в общем его гипотеза представляет собой попытку перенести воззрения Гейденгайна на почву гипотезы ячеистого строения протоплазмы. Эта точка зрения

Румблера стоит в согласии с той важной ролью имbibирования ядра и осмотических явлений вообще при вышеописанной (стр. 96) своеобразной форме деления ядра у раковинных корненожек, но гипотеза его оставляет без ответа вопрос, почему же способность имbibирования водой проявляется то в ядре, то в центрозомах.

Отметим также, что едва ли даже все формы кариокинетического деления могут иметь общее объяснение. Так, обе изложенные гипотезы исходят из положения, что ахроматиновые лучи действуют на хромозомы, растаскивая их, а между тем при вышеупомянутом делении Грасси (стр. 88) ахроматиновое веретено скорее расталкивает оба дочерних ядра. Во всяком случае означенные попытки подойти к объяснению столь сложного явления с точки зрения механической заслуживают внимания, как характерные для известного направления.

Влияние усло-
вий на размно-
жение клетки.

Каким образом влияют на размножение клетки внешние условия? Влияния эти могут быть троякого рода: они могут отзываться на быстроте процесса деления и даже останавливать его; они могут искажать его, вызывая ненормальные отклонения; они могут изменять направление клеточного деления.

Наиболее выяснено влияние температурных условий. Задерживающее действие пониженной температуры было известно давно. О. Гертвиг (Hertwig, 1897) произвел более точные опыты над яйцами морских ежей и показал, что при действии температуры ниже -1° до -4° в течение 15—30 минут деление клеток останавливается, ахроматиновая фигура исчезает, но расположение хроматина остается таким, каким оно было в начале опыта. При более продолжительном действии холода хромозомы могут сливаться или принимать форму пузырьков, но с возвращением к нормальной температуре деление снова возобновляется. Несколько иные результаты получил Демоор (Demoor, 1894) на клетках водорослей и лейкоцитах. Он получил при 3° — 4° полную остановку жизнедеятельности протоплазмы, но ядро будто бы продолжало еще некоторое время делиться.

В опытах Галеотти (1896) и Пьераллини (1896) над заживлением пораженных частей хвоста головастика более высокая температура (35 — 36°) вызывала усиленное размножение клеток и притом с преобладанием амитотического деления, как мы видели (стр. 98), но при этом часто замечались аномальные отклонения: асимметричное построение кариокинетических фигур, а также и перерождение клеток. Вообще же, конечно, процесс размножения клеток, как и всякий физиологический процесс, имеет свой *optimum*, но этот *optimum* различен даже у близких форм. Такой же *optimum* существует, естественно, и при всяких других влияниях. Интересны в этом отношении опыты над восстановлением отрезанных частей тела, или регенерацией, при различных условиях. Опыты эти были произведены Лилли и Ноультоном (Lillie a. Knowlton, 1897). Один ресничный червь (*Planaria torva*), будучи перерезан пополам, восстанавливает ту или другую половину, но быстрота восстановления, конечно, зависит от быстроты размножения клеток восстанавливающихся тканей. Так, при $29,7^{\circ}$ восстановление совершается в течение 4,6 дня; при 3° в 120 дней, и то восстановление бывает неполным; при $31,5^{\circ}$ —8,5 дня. Вне этих пределов обуславливающее регенерацию деление клеток идет очень медленно или останавливается вовсе. То же самое оказывается по отношению к восстановлению отрезанных хвостов у головастиков различных амфибий, при чем границы, допускающие размножение клеток, не одинаковы для различных видов. Хвост у головастика жабы не вырастает при температуре ниже 6° , тогда как у лягушки *minimum* лежит при 3° . То же надо сказать по отношению к размножению клеток дробящегося яйца: *optimum* их размножения у аксолота лежит ниже, чем у лягушки. Температуры за пределами минимальной и максимальной вызывают или остановку в развитии, или уродливые отклонения. При 2 — 3° яйца амфибий дают аномальные отклонения, а при 0° , по некоторым наблюдениям, останавливаются вовсе в развитии.

Впрочем, вопрос о предельной температуре для нормального развития лягушечьего яйца является спорным. По Гертвигу при 0° происходит остановка, а по Шульце (1899) при 0° развитие, хотя очень медленно, но продолжается. Через 30 дней яйцо находится еще в одной из начальных его стадий (в стадии гаструлы; см. главу VII). Шульце утверждает, что яйца лягушки, перенесенные в более низкую температуру в течение 14 дней, будучи помещены в комнатную температуру, давали нормальных зародышей.

Наконец, на самой обычной инфузории — туфельке можно убедиться, что, если она при обыкновенной температуре в течение 24 часов делится два раза, то при повышенной температуре ($31,5^{\circ}$) делится уже 4 раза, и деление идет вдвое скорее (Sun, 1914).

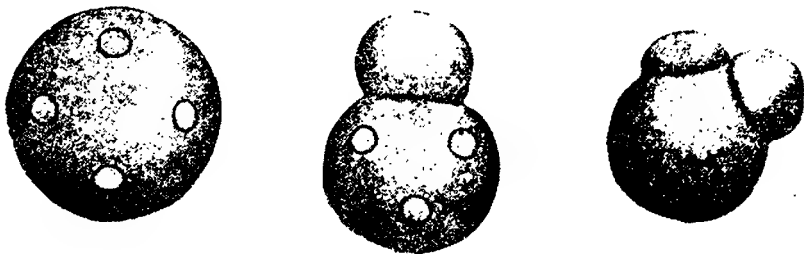


Рис. 67. Яйца моллюска *Philine aperta*, развивавшиеся в 2% сахарном растворе 24 часа. Деление ядра происходит, а деление протоплазмы замедлено. По Шимкевичу.

Надо отметить соображение, приведенное Бялосzewicz (1902) и позволяющее рассматривать влияние температуры, по крайней мере отчасти, как косвенное: как деление клетки (стр. 102), так и рост и развитие организмов (см. ниже, стр. 104) связаны с восприятием клетками воды. Так как повышение температуры усиливает водопроницаемость протоплазмы, а понижение уменьшает, то возможно, что температурные влияния, если не всецело, то отчасти сводятся к изменению осмотических явлений.

Другой замедляющий или ускоряющий деление фактор, это — химическая среда. Так, отсутствие кислорода оказывает обыкновенно замедляющее действие на деление. Только-что отложенные яйца одной морской рыбы (*Stenolabrus*) и морских ежей в отсутствии кислорода не подвергаются делению, но яйца другой морской рыбы (*Fundulus*) — делятся в течение 12 часов. Те и другие при доступе кислорода вновь начинали дальнейшее развитие, но яйца, содержащие уже развитых зародышей, после остановки в бескислородной среде погибали (Loeb, 1895). Однако, у ленточной аскариды (*Ascaris megalocephala*) и яйца с зародышами выдерживают без вреда пребывание в бескислородной среде более пяти месяцев и начинают развиваться далее при доступе кислорода (Завадовский, 1914).

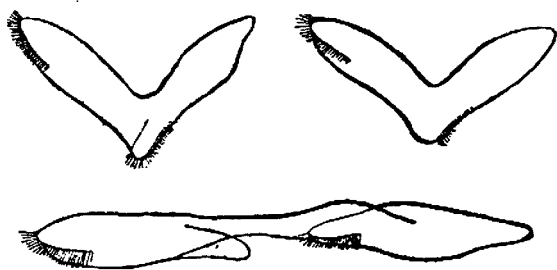


Рис. 68. Три стадии деления инфузории *Uroleptus* на 31—36 день культуры в густом сахарном растворе. По Л. Шимкевич.

Многое зависит, moreover, и от того, в какой стадии находится яйцо. Яйца лягушки, перенесенные в атмосферу водорода в первых стадиях, хотя медленно, но развиваются, но в более поздних (в стадии бластулы) при тех же условиях погибают (Samassa, 1896, Godlewski, 1900), ибо потребность в кислороде возрастает по мере развития яйца, так как энергия дыхательного процесса увеличивается с возрастом зародыша, как это доказано на яйцах амфибий (Godlewski, 1901) и куриных (Hasselbach и Bohr, 1900). Точно также при затрудненном доступе воздуха личинки некоторых насекомых замедляют свое дальнейшее превращение в куколку (Dewitz, 1901). Впрочем, Шульце получил (1899)

несколько иной результат над яйцами лягушки: в отсутствии кислорода они останавливались в развитии, но при возобновлении вентиляции, даже через два дня, развитие продолжалось, хотя в большинстве случаев результатом его были ненормальные уклонения, или яйцо умирало ¹⁾.

Таким образом, из этих не вполне согласных данных, мы можем заключить, что влияние газов, вероятно, стоит в большой зависимости от природных свойств клетки, при чем эти свойства, в различные фазы жизни организма, могут подвергаться колебаниям и даже полному изменению. В общем, с возрастом яйца увеличивается потребность в кислороде.

Что касается до физического действия растворов, то надо различать такие растворы, которые, в зависимости от концентрации, повышая осмотическое давление, действуют на протоплазму водоотнимающе и называются гипертоническими, и такие, которые, понижая осмотическое давление, действуют на протоплазму разжижающе и называются гипотоническими. Растворы, нейтральные в этом отношении, называются изотоническими. Первые действуют на деление клетки замедляюще, а вторые ускоряюще, третьи же индифферентно. Погружение яйца в соляной раствор или усиление концентрации морской воды действует замедляющим образом на деление клетки, но и здесь наблюдалось, что иногда протоплазма останавливается в делении, а ядро продолжает делиться, как наблюдал Лёб (Loeb, 1895), и Морган (Morgan, 1895) над яйцами морских ежей. Такое же замедляющее действие (рис. 67) было обнаружено при опытах со многими другими веществами, напр., с сахарным раствором при развитии моллюсков (Шимкевич, 1905).

Вообще сжатие яйца или недостаточный приток воды (Ziegler, 1894, 1895) останавливает деление протоплазмы, хотя деление ядра может и совершаться при этом, и наоборот, при разжижении морской воды замечается ускорение деления клеток, что особенно хорошо видно при регенерации. По Лёбу, регенерация в слегка разжиженной морской воде идет быстрее, чем в нормальной, а в нормальной быстрее, чем в концентрированной (см. главу VIII).

Явления эти вполне понятны, если вспомнить, что сжатие и разжижение протоплазмы должно неизбежно усиливать или ослаблять механическое сопротивление ее делящей силе ядра и центрозомам, а также, может быть, изменяет раздражимость протоплазмы на стимулы, получаемые от этих органоидов.

Весьма наглядно это уплотняющее влияние среды на некоторых инфузориях, которые в опытах Л. Шимкевич (1920) продолжали делиться в весьма густых (сиропообразных) сахарных растворах в течение пятидесяти дней и погибли случайно.

У инфузорий уплотнение сильнее на спинной стороне, и вследствие этого перемычка, соединяющая сначала двух делящихся особей, долее удерживается на спинной стороне, тогда как на брюшной уже обособляются задний конец передней особи и передний конец задней (рис. 68). Вследствие того, что растяжение и рост протоплазмы на спинной стороне замедлены, инфузории сгибаются в месте перемычки на спинную сторону и становятся друг к другу под углом или даже почти параллельно, а когда они разделяются окончательно, то уплотненная перемычка остается в виде хвостовидных неправильной формы придатков, придающих им сходство с некоторыми паразитическими инфузориями (рис. 69). Так как такое деление повторяется неоднократно, то придатки могут оставаться и на переднем, и на заднем конце у одной и той же особи. Иногда наблюдается при этом, как и на яйцах моллюсков (рис. 67), деление инфузории на две неравной величины части вместо обычно равных.

¹⁾ Демор утверждал, что в клетках водорослей, помещенных в атмосферу водорода, ядро делится, но клетки не делятся, и перегородки клетчатковой между дочерними клетками не появляется, но опыты Самасса (1898) противоречат этому наблюдению: отсутствие кислорода, повидному, одинаково угнетающе действует на протоплазму и ядро. Кислород, по Демору, будто бы ускоряет деление, тогда как в опытах других наблюдателей, именно на яйцах лягушки (Samassa) и на яйцах костистых рыб (Loeb)—увеличение содержания кислорода не влияло на скорость деления.

несколько иной результат над яйцами лягушки: в отсутствии кислорода они останавливались в развитии, но при возобновлении вентиляции, даже через два дня, развитие продолжалось, хотя в большинстве случаев результатом его были ненормальные уклонения, или яйцо умирало ¹⁾.

Таким образом, из этих не вполне согласных данных, мы можем заключить, что влияние газов, вероятно, стоит в большой зависимости от природных свойств клетки, при чем эти свойства, в различные фазы жизни организма, могут подвергаться колебаниям и даже полному изменению. В общем, с возрастом яйца увеличивается потребность в кислороде.

Что касается до физического действия растворов, то надо различать такие растворы, которые, в зависимости от концентрации, повышая осмотическое давление, действуют на протоплазму водоотнимающе и называются гипертоническими, и такие, которые, понижая осмотическое давление, действуют на протоплазму разжижающе и называются гипотоническими. Растворы, нейтральные в этом отношении, называются изотоническими. Первые действуют на деление клетки замедляюще, а вторые ускоряюще, третьи же индифферентно. Погружение яйца в соляной раствор или усиление концентрации морской воды действует замедляющим образом на деление клетки, но и здесь наблюдалось, что иногда протоплазма останавливается в делении, а ядро продолжает делиться, как наблюдали Лёб (Loeb, 1895), и Морган (Morgan, 1895) над яйцами морских ежей. Такое же замедляющее действие (рис. 67) было обнаружено при опытах со многими другими веществами, напр., с сахарными растворами при развитии моллюсков (Шимкевич, 1905).

Вообще сжатие яйца или недостаточный приток воды (Ziegler, 1894, 1895) останавливает деление протоплазмы, хотя деление ядра может и совершаться при этом, и наоборот, при разжижении морской воды замечается ускорение деления клеток, что особенно хорошо видно при регенерации. По Лёбу, регенерация в слегка разжиженной морской воде идет быстрее, чем в нормальной, а в нормальной быстрее, чем в концентрированной (см. главу VIII).

Явления эти вполне понятны, если вспомнить, что сжатие и разжижение протоплазмы должно неизбежно усиливать или ослаблять механическое сопротивление ее делящей силе ядра и центрозомам, а также, может быть, изменяет раздражимость протоплазмы на стимулы, получаемые от этих органоидов.

Весьма наглядно это уплотняющее влияние среды на некоторых инфузориях, которые в опытах Л. Шимкевич (1920) продолжали делиться в весьма густых (сиропообразных) сахарных растворах в течение пятидесяти дней и погибли случайно.

У инфузорий уплотнение сильнее на спинной стороне, и вследствие этого перемычка, соединяющая сначала двух делящихся особей, долее удерживается на спинной стороне, тогда как на брюшной уже обособляются задний конец передней особи и передний конец задней (рис. 68). Вследствие того, что растяжение и рост протоплазмы на спинной стороне замедлены, инфузории сгибаются в месте перемычки на спинную сторону и становятся друг к другу под углом или даже почти параллельно, а когда они разделяются окончательно, то уплотненная перемычка остается в виде хвостовидных неправильной формы придатков, придающих им сходство с некоторыми паразитическими инфузориями (рис. 69). Так как такое деление повторяется неоднократно, то придатки могут оставаться и на переднем, и на заднем конце у одной и той же особи. Иногда наблюдается при этом, как и на яйцах моллюсков (рис. 67), деление инфузории на две неравной величины части вместо обычно равных.

¹⁾ Демор утверждал, что в клетках водорослей, помещенных в атмосферу водорода, ядро делится, но клетки не делятся, и перегородки клетчатковой между дочерними клетками не появляется, но опыты Самасса (1898) противоречат этому наблюдению: отсутствие кислорода, повидному, одинаково угнетающе действует на протоплазму и ядро. Кислород, по Демору, будто бы ускоряет деление, тогда как в опытах других наблюдателей, именно на яйцах лягушки (Samassa) и на яйцах костистых рыб (Loeb)—увеличение содержания кислорода не влияло на скорость деления.

Если вводить сахарный раствор в белок куриного яйца, то наблюдается на первый взгляд странное явление, а именно чрезвычайное разрастание зачатков нервной системы и органов чувств (слухового пузыря, хрусталика) (рис. 70). Надо думать, что водоотнимающее действие сахара сильнее сказывается на более тонких частях покрова и слабее на более толстых и массивных зачатках, почему и преобладает разрастание последних (Шимкевич, 1902).

Были попытки найти вещества, действующие на деление клеток ускоряюще и замедляюще уже своим химизмом, но результаты, полученные в этом направлении, сбивчивы.

Фере произвел целый ряд опытов над действием весьма разнообразных веществ на куриное яйцо, и в то время как одни, напр., алкоголь, оказывали замедляющее действие, другие, напр., никотин, — ускоряющее. Однако, эти данные нуждаются в проверке. По моим наблюдениям, действие никотина на куриное яйцо тоже замедляющее (1902). По Лёбу (1898), слабые щелочи влияют ускоряющим образом на рост и развитие личинок морских ежей, а кислоты замедляющим. Яды и мочева кислота замедляют деление у инфузорий (Sun, 1914).

Есть указания на влияние некоторых веществ специфически на клетки эпителия. Так, введение под кожу кролика (Fischer, 1904), под кожу саламандры (Woelsch, 1916), или под зародышевый диск развивающегося куриного яйца (Woelsch, 1914) насыщенного раствора анилиновой шарлаховой краски (Scharlachrot R) в оливковом масле вызывает

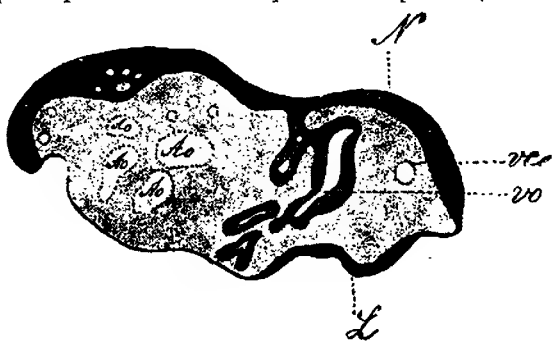


Рис. 70. Поперечный разрез через головную область куриного четырехдневного зародыша, развившегося в яйце, в которое был введен 1 куб. сант. 25% сахарного раствора. N—чрезвычайно разросшийся нервный зачаток; H—ненормальный глазной пузырь; L—чрезвычайно разросшийся зачаток хрусталика; Ao—корень аорты; ac—передняя кардинальная вена. По Шимкевичу.

Образованием в тканях веществ, действующих ускоряющим образом на деление клеток, может быть объяснено развитие патологических опухолей, как раковые и др., обусловливаемых усиленным размножением клеток. Выделения ядовитых желез некоторых пияльчиков (*Nematus vallisnerii*) вызывают в молодой ткани растений образование кругом отложенных в эту ткань яичек особых опухолей — орешков, или галлов. Это подтверждается тем обстоятельством, что орешек продолжает развиваться, если отложенное

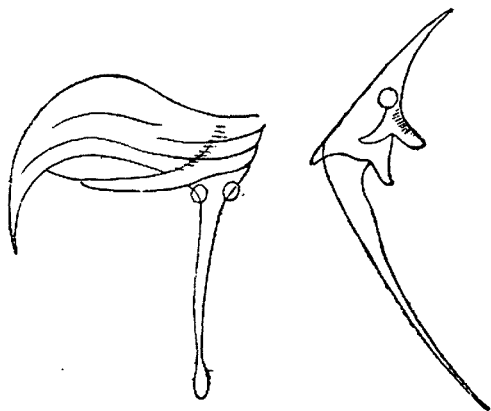


Рис. 69. Уродливые инфузории *Uroleptus*, полученные на 31 день культивирования в густом сахарном растворе. По Л. Шимкевич.

усиленное размножение и набухание клеток эпителия, а у куриного зародыша усиленное размножение клеток и разделение на участки нервного зачатка. Точно так же есть указания, особенно у медиков, на существование веществ, являющихся специфическими стимулами для того или другого рода клеток. Так, по Циглеру и Оболенскому, размножение почечных клеток будто бы стимулируется действием мышьяка и фосфора. Но все эти данные нуждаются в точной экспериментальной проверке. Мы можем сказать, что вещества, ускоряющие темп размножения тех или других клеток, существуют в природе и, надо думать, играют иногда важную роль в биологических явлениях.

яичко убить тонкой иглой, как делал Бейершк (Beijerinck, 1882), или удалить вовсе, как это делал Магнус (Magnus, 1914). Между тем как образование орешков орехотворками, по Адлеру (1881), вызывается, повидимому, механическим раздражением, производимым выплывшими из ячеек личинками, и в случае гибели личинок орешек не развивается ¹⁾. Укушение личинками наездников, паразитирующих в яйцевых коконах одного паука (*Agroeca haglundii*), вызывает, как это я наблюдал (1899), усиленное размножение клеток в области укуса (рис. 71). Наконец, Попов (Popoff, M., 1922) применил соли магния и марганца, обладающие способностью вызывать начало развития в неоплодотворенных яйцах (см. главу V). Впрыскиванием растворов этих солей, он вызывал усиленный рост растительных тканей, а пара инфузорий (*Paramecium*) в этих растворах дала 2027 экземпляров в то время, как другая пара той же культуры дала в нормальных условиях только 242 экземпляра.

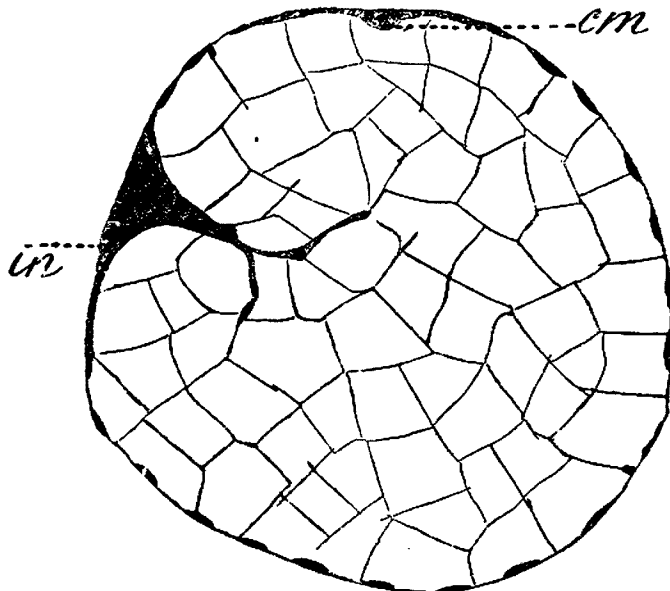


Рис. 71. Яйцо *Agroeca haglundii* (в разрезе) из кокона, содержавшего личинок наездников, см—будущий зародыш; ин—место укушения, где плоские клетки, покрывающие поверхность яйца, усиленно размножаются и устремляются внутрь желтка.

По Шимкевичу.

Отметим, что Гертвиг (1887), а потом и другие (Francotte, 1895, и др.) наблюдали различные отклонения при делении клеток под влиянием некоторых растворов. Так, яйца морского ежа, помещенные в растворы сернокислого хинина и хлоралгидрата, останавливаются в развитии, а перенесенные в чистую морскую воду—возобновляют деление, но при этом часто появляются в делившемся ядре не две центрозомы с их лучами, а три, четыре, при чем одна центрозома входит в состав нескольких каркинетических фигур, сходящихся в ней своими концами. Такие фигуры, получившие название мультиполярных, наблюдаются

иногда в патологических случаях, напр., в раковых опухолях, а также в усиленно питающихся насчет желтка клетках яйца костистых рыб. Такие же фигуры наблюдаются и в некоторых других условиях (рис. 72; см. главу V), а в более простой форме, как мы видели, даже и при нормальном делении ядра (стр. 95).

Что касается до влияния света и цветных лучей на деление неспециализированной животной клетки, как, напр., частей начавшегося делиться яйца, то оно не было констатировано с точностью и, повидимому, такого влияния не существует (Driesch, 1893; Chiarugi и Livini, 1897, и др.). О влиянии электричества было говорено выше (стр. 98) и было указано, что на направление деления оно не влияет. Главными факторами, опре-

¹⁾ Впрочем, перепослдование вопроса Магнусом (1914) показало, что у пилильщиков не лишне значеция самое поранение ткани при кладке яиц, а с другой стороны Молльяр (Mollard, 1917) и по отношению к орехотворкам получал подобие галлов, впрыскивая в цветочную почку маля жидкое содержимое личинок одной орехотворки, и, следовательно, и по отношению к орехотворкам возможно допущение химического раздражения выделениями личинок. Во всяком случае, существование химических стимулов, вызывающих усиленное размножение клеток, не подлежит сомнению.

деляющими направлением, в котором разделится клетка, оставшая в стороне уже рассмотренные явления тропизма, являются, по-видимому, условия давления на нее со стороны соседних клеток и влияния со стороны находящихся в ней запасов инертного вещества, но этот вопрос будет нами разобран при рассмотрении деления яйца при искусственных условиях (см. главу VII).

В жизни одноклеточных наблюдается процесс, соответствующий оплодотворению, т.-е. слиянию яйца и живчика у многоклеточных. Этот периодически проявляющийся в жизни большинства, а, может быть, и всех одноклеточных, процесс состоит или во

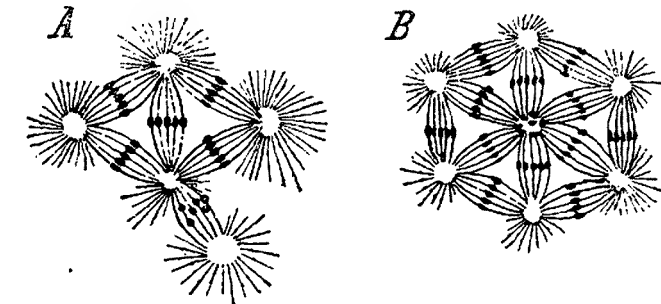


Рис. 72. Мультиполярные фигуры в яйце морского ежа при оплодотворении несколькими живчиками, или полиспермии, вызванной действием никотина. По бр. Гертвигам.

временном схождении пары особей и обмене частями ядра и тогда называется конъюгацией, или в полном слиянии двух клеток и их ядер в одно целое—и тогда называется копуляцией. Как конъюгировать, так и копулировать могут или две совершенно одинаковые клетки (изогамия) или же отличающиеся друг от друга (анизогамия). Рассмотрим сначала морфологическую сторону процесса.

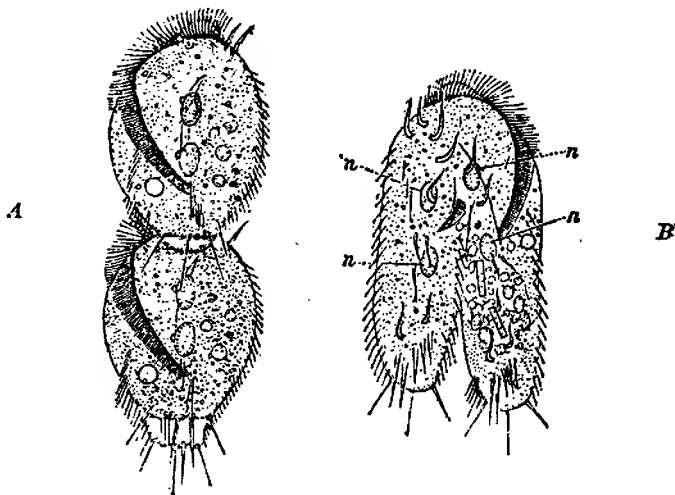


Рис. 73. *Stylonichia mytilus* во время деления (А) и во время конъюгации (В). По Эренбергу.

В жизни каждой инфузории наступает, обыкновенно после определенного числа делений, различного у различных видов, наклонность и сильный позыв к конъюгации. Две совершенно сходные особи прикладываются одна к другой брюшными сторонами, т.-е. теми, где у них находится ротовая щель (рис. 73). При этом иногда реснички втягиваются, вакуолы перестают сокращаться, протоплазма вследствие удаления воды уплотняется.

Внутренние процессы, при этом происходящие, были изучены Бюкли (Bütschli, 1876), Мопа (Moupa, 1889) и Р. Гертвигом (Hertwig, 1889). Процессы эти приводят к смене макронуклеуса, который в конце процесса подвергается обыкновенно распадению или выталкивается наружу через заднепроходное отверстие (цитопрокт), или растворяется и усваивается плазмой. Микронуклеус делится дважды и последовательно распадается на 4 части, из коих 3 разделяют судьбу макронуклеуса, а одна делится еще раз, и получаются два ядра (рис. 74). Из них одно, несколько большей величины, может быть названо женским и остается в данной особи, а другое, поменьше, может

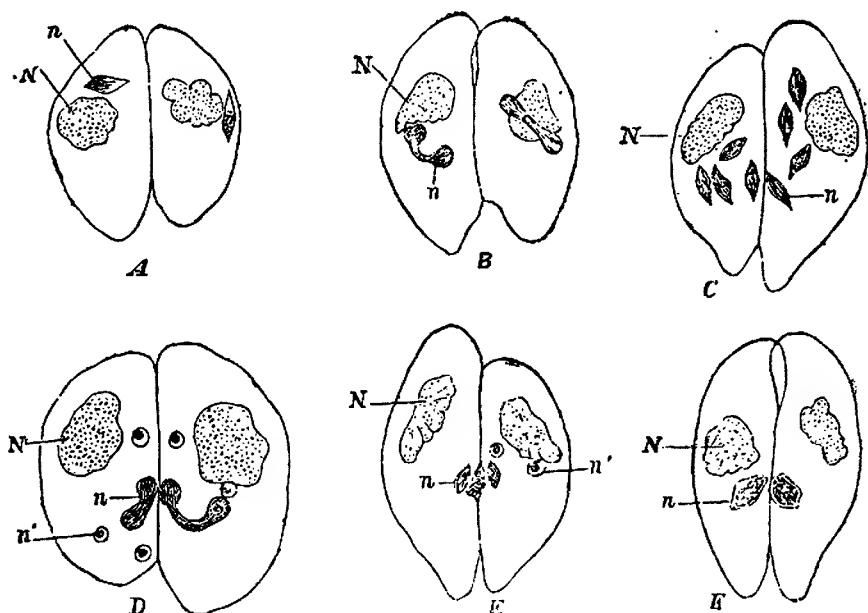


Рис. 74. Шесть стадий конъюгации *Paramecium caudatum* по Мопа. А—первая стадия; N и n—макро и микронуклеус; В—микронуклеус в первом делении; С—в каждой особи двумя последовательными делениями образовались четыре микронуклеуса; D—некоторые из микронуклеусов (n) постепенно дегенерируют, а один из них в каждой особи делится снова; E—два микронуклеуса в момент перемещения из одной особи в другую; F—мигрирующее и остающееся ядро в каждой особи тесно прилегли одно к другому: макронуклеус еще почти не изменился.

быть названо мужским и мигрирует в другую особь, где и сливается с оставшейся там женской частью микронуклеуса. Образовавшееся слиянием ядро у *Paramecium* делится еще трижды и образует 8 ядер, из коих 4 помещаются в передней части инфузории, а 4—в задней. Из 4 задних три атрофируются, а одно—дает новый микронуклеус, а 4 передних дают потом микронуклеусы, распределяющиеся при последующих делениях инфузории по одному. В других случаях новый макронуклеус может соединяться с остатками прежнего макронуклеуса. После конъюгации обе особи, или эконъюганты, расходятся и возобновляют все свои органы до нормального их состояния. Затем следует опять ряд делений, до новой конъюгации.

По наблюдениям В. Догеля (1923) у паразитических инфузорий сем. *Orphryoscolecidae*, примерно, в 20 из ста случаях конъюгируют

особи одинаковые и одного роста, и примерно в 80 случаях конъюгирующие особи не только разной величины, но и отмечаются числом шипов и др. признаками. Еще более резкие отличия между конъюгантами представляют некоторые стебельчатые инфузории (рис. 75). У них стебельчатая крупная особь соединяется с маленькой подвижной и свободной особью, образовавшейся делением тоже стебельчатой особи, при чем процессы, происходящие с их ядрами, те же самые, что мы видели и при обычной конъюгации, но потом ядра малой особи погибают, и сама она сливается с крупной. Это слияние некоторыми рассматривается как простое поглощение одной клетки другой (Wallengren, 1899), и, следовательно, весь этот процесс представляет собой анизогамную конъюгацию в отличие от только что описанной — изогамной, но отнюдь не копуляции. Таким образом мы можем отличить изоконъюгацию и анизоконъюгацию.

Морфологическая сущность всего процесса сводится к двум явлениям: во-первых, происходит так называемая редукция хроматина, ибо, не говоря уже об удалении макронуклеуса, из тела инфузории удаляется $\frac{3}{4}$ хроматина микронуклеуса; во-вторых, происходит соединение хроматина двух разных особей. Замечательно при этом, что у некоторых инфузорий (у *Didinium*, Prandl, 1905; у *Opercularia*, Enriques, 1907), как и у некоторых других простейших обнаружена не только количественная редукция хроматина микронуклеуса, но и численная редукция хромозом микронуклеуса, происходящая во время его третьего (последнего перед слиянием) деления. Так, напр., вместо 16 хромозом в готовом к конъюгации ядре наблюдается всего 8. После соединения этого редуцированного микронуклеуса с таким же мигрирующим из другой особи, число хромозом снова удваивается.

Явление копуляции сводится к слиянию двух особей и их ядер, (рис. 76), при чем у жгутиконосцев и солнечников за копуляцией обыкновенно следует инцистированная стадия покоя. Покуда мы рассмотрим некоторые случаи изогамной копуляции, или изокопуляции, а к анизогамной копуляции обратимся в другом месте (см. главу V), и притом рассмотрим такие случаи, которые сопровождаются редукцией хроматина. Выталкивание частей ядра перед копуляцией в плазму или наружу описывается у многих простейших.

У солнечников это явление наблюдается у *Actinophrys sol* (Schaudinn, 1896; Belar 1921) и у *Actinosphaerium* (Hertwig, R., 1899). У *Actinosphaerium* отдельная особь одевается цистой, при чем нормально у этого животного, хотя оно и представляет простую клетку, находится весьма большое число

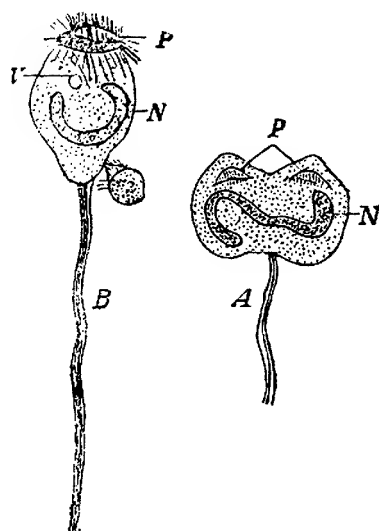


Рис. 75. *Vorticella microstoma*. А — во время деления; В — во время конъюгации (начало процесса). N — макронуклеус; P — окружающие рот реснички; V — сократимая вакуола. По Штейну.

Копуляция.

ядер, а при инцистировании число это уменьшается до 20 или около того, так что остается не более 5% всего числа ядер, а 95% — исчезает.

Это уменьшение числа ядер, повидимому, стоит в связи с голоданием животного во время инцистирования, при чем ядра или распускаются в прото-

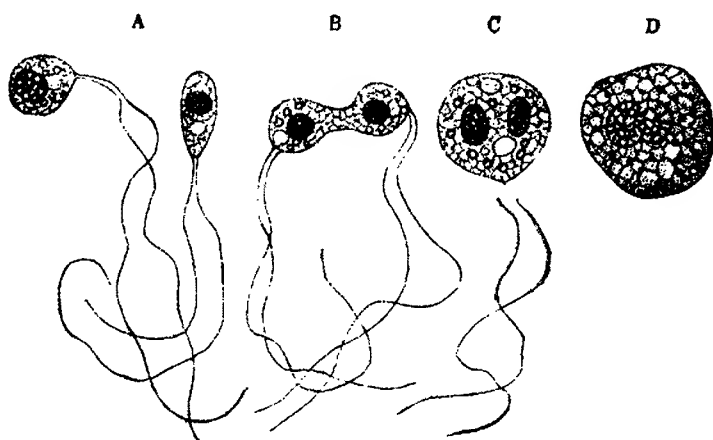


Рис. 76. Копуляция жгутиконосных спор корневожки *Trichosphaerium*. По Шаудинну.

плазме, или сливаются друг с другом. Затем эта первичная циста распадается сразу на несколько вторичных цист. Содержимое вторичной цисты

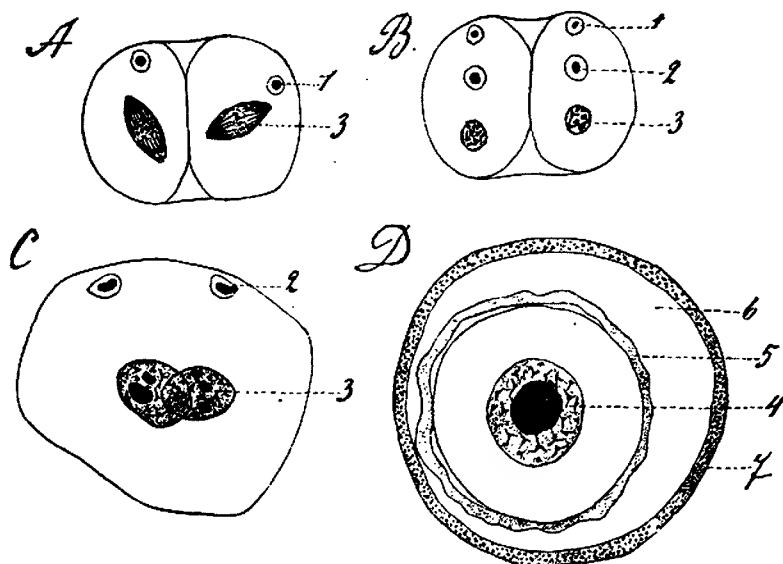


Рис. 77. Копуляция *Actinosphaerium* (схематизировано). А—выделение первого редукционного тельца (1); В—выделение второго редукционного тельца (2); С—начало слияния ядер (3); D—ядра слились в одно (4); кругом образовались несколько оболочек (5, 6, 7), из которых наружная (7)—с кремневыми отложениями. По Р. Гертьегу.

разделяется снова на две клетки. Эти клетки-сестры и копулируют между собой, но прежде этого ядро каждой из них отделяет от себя по два маленьких тельца, а потом одеваются сложными оболочками и переходят в стадию покоя (рис. 77). Если у *Actinosphaerium* всегда копулируют две

клетки-сестры, то мы можем себе представить и такой случай, когда копируют ядра еще не разделившейся клетки. Такие случаи описаны ШAUDIN-нем для паразитических амёб и паразитических жгутиконосцев. Это мало изученное явление получило название автогамии, в частности автокопуляции, и некоторые к автогамии относят и копуляцию клеток-сестер.

Мы скоро увидим, что такие тельца, называемые редукционными, выделяются и яйцом перед оплодотворением, и в некоторых случаях сложные ядерные процессы, имеющие место при этом как у простейших, так и в яйце Metazoa, похожи до поразительности, как это доказано для Astiporphrys (Belar, 1921) (см. главу V). Название редукционных они получили потому, что они уносят с собой часть хроматина ядра, а следовательно при их отделении происходит редукция, или уменьшение количества хроматина в теле солнечника или в яйце. Таким образом удаляется из клетки $\frac{3}{4}$ хроматина ядра, как у инфузорий: первое тельце уносит $\frac{1}{2}$ всего хроматина, да второе уносит $\frac{1}{2}$ оставшегося, т.е. еще $\frac{1}{4}$, итого выделяется $\frac{3}{4}$. Эта убыль хроматина частью пополняется при последующем слиянии ядер двух копулирующих особей или при соединении яйца с живчиком (см. главу V).

Как перед конъюгацией, так и перед копуляцией тоже обнаружена редукция числа хромозом, пополняющегося при последующей копуляции. Так, напр., у паразитической многоядерной инфузории Opalina (рис. 28), которая по форме размножения совсем отличается от прочих инфузорий, и у которой копулируют маленькие снабженные жгутиковидным придатком зародыши, эти последние имеют перед копуляцией вдвое меньшее число хромозом (Metcalf, 1907). Аналогичное явление наблюдалось перед копуляцией инцистированных зародышей грегарины Ophryocystis (Léger, 1907) и т. п.

Отметим, что при выделении редукционных телец яйцом происходит точно так же, как у инфузории не только уменьшение количества хроматина, но и уменьшение числа хромозом, которое снова удвоится при последующем оплодотворении.

Шаудинн (1895) обратил внимание на то, что у некоторых раковинных корневожк существует временное слияние протоплазмы, плазмогамия или пластогамия, не сопровождающееся слиянием ядер, или карпогамией. За этим процессом, в котором у Difflugia принимают участие три-четыре особи (Zülzer, 1904), у Trichosphaerium до десяти (Schaudinn, 1899), следует иногда размножение, но рядом с этим есть указание на существование у тех же корневожек и карпогамии, т.е. обычной копуляции. Белар (Belar, 1921) описывает, что у Chlamydomorphus с плазмогамией до известной степени бывает связано размножение. Две слившиеся псевдоподиями корневожки образуют, при одновременном делении, подобие почки, в которую попадают ядра той или другой особи. Судьба этих почек различна, но иногда эти двуядерные или многоядерные особи могут давать делением одноядерные. Каково физиологическое значение плазмогамии — покада ничего нельзя сказать. Румблер (1896) думает, что плазмогамия, как и образование плазмодиев (стр. 34), есть первый шаг к возникновению конъюгации, сопровождающейся в своей типичной форме настоящей карпогамией.

Однако, другие думают, что оба эти процесса стоят в связи с питанием и не имеют никакого отношения к половому акту, как это принимает, напр., Елпатьевский для корневожки Arcella (1907). Подобное слияние наблюдается и на амёбодно питающихся белых кровяных клетках, а при ненормальных условиях (недостатке кислорода) на разделившихся на части яйцах рыб (Loeb, 1896) и даже на инфузориях (Budgett и Kühne, 1898).

Физиологическое значение конъюгации. Призыв к конъюгации (конъюгационная горячка) выступает обыкновенно через определенное число делений, хотя наблюдалось иногда, что после конъюгации следует всего одно деление, и за ним опять конъюгация, и вообще в этом отношении теперь обнаружены большие колебания.

Так, по Дженингу (Jennings, 1910) у *Paramecium caudatum* наблюдаются особи разного рода, или разные расы, которые различаются по величине, по темпу деления, по частоте конъюгации. Так, есть особи, конъюгирующие через каждые 5 дней, через две недели, через год и даже через три года.

Наилучшим способом вызвать конъюгацию является некоторое ухудшение условий питания, особенно после продолжительного усиленного питания, но при известной температуре (для *Paramecium optimum* лежит между 20—30°) и при условии известного % солей в воде (Zweibaum, 1912). *Stylonichia* в мясном бульоне размножается без конъюгации и конъюгирует в севном отваре (Baitsell, 1912 и 1914). У сосущих инфузорий конъюгация вызывается резкой переменой среды (Collin, 1912) и т. п. У корневожек точно так же изменением условий и питания можно устранить копуляцию и продлить простое деление или же вызвать размножение с копуляцией гамет (Belag, 1921). Вообще же усиленное питание, особенно при повышенной температуре, повидимому, устраняет конъюгацию, хотя не всегда.

Вопрос о значении конъюгации и т. п. процессов в последнее время подвергся коренной переработке. Если инфузорию поместить в изолированный сосуд и устранить конъюгацию путем усиленного питания, как это делал Мона (Mauras, 1889), то инфузории будут сначала размножаться, но потом появляются особи с различными дефектами: они иногда уродливы, иногда недостает части ресничного аппарата, энергия деления ослаблена, хотя вопреки утверждению Мона они не уменьшаются в размерах и имеют нормальный микронуклеус, но тем не менее некоторые умирают. Поколение за поколением они вырождаются и гибнут. Но эти явления вырождения устраняются конъюгацией. На этом основании возникла идея, что конъюгация и т. п. процессы имеют обновляющее и омолаживающее влияние на клетку и стимулируют ее размножение. Однако стали наблюдаться факты другого рода, а именно оказалось, что некоторые инфузории проходили несколько сот делений и продолжали энергично размножаться без признаков вырождения, хотя и не конъюгировали.

Особо важное значение имеют наблюдения Вудрфа (Woodruff, 1913, 1914), который, отсадив одну инфузорию, ежедневно после ее деления переносил одну из дочерних особей в новую среду, и, таким образом, это поколение инфузорий продолжало энергично размножаться в течение ряда лет, не потеряв однако способности к конъюгации даже после 4062 делений. Через 5½ лет было получено 3340 поколений, т. е. клетка дала бы 2^{3340} клеток, совокупность плазмы копх была бы равна по объему 10^{1000} земным шарам. Затем, опыт был доведен (в течение 7 лет от начала) до 4310 поколения, и тем не менее отсаживаемые особи все-таки не потеряли способности к конъюгации. Отсюда было сделано заключение, что инфузории и простейшие вообще могут размножаться безгранично без конъюгации.

Указывалось, что конъюгация прямого отношения к размножению не имеет, и что за конъюгацией обыкновенно следует период замедленного размножения, а у жгутиконосцев и солнечников за копуляцией — период покоя в инцестированном состоянии. Если разъединить искусственно двух конъюгирующих особей, то они размножаются так же быстро или даже быстрее, чем эксконъюганты. Так, при повышенной температуре (32°) не конъюгирующие особи размножаются очень быстро, и большинство погибает от истощения, а конъюгирующие размножаются даже медленнее и большинство выживает (Jennings, 1912), хотя вообще смертность среди конъюгирующих культур значительно больше, чем среди не конъюгирующих¹⁾.

¹⁾ Предположение, что гибнут потомки лишь одного из эксконъюгантов, как бы самца (Calkins a. Cull), не подтвердилось (Jennings a. Lashley, 1912).

Конечно, временное состояние покоя или замедление темпа деления после конъюгации и копуляции отнюдь не доказывает, что эти процессы не имеют никакого отношения к размножению и не стимулируют его в дальнейшем, но в течение этого периода, во всяком случае эти процессы, по-видимому, представляют лишь наилучшее, а не необходимое условие размножения простейшего. Надлежало объяснить наблюдение Мона. Оказалось, что инфузории, содержащиеся в замкнутых сосудах, представляют периодическое явление угнетения жизненных процессов и понижение ритма деления. Такие периоды, получившие название депрессий, наступают у различных инфузорий через различное число делений. Причины этих депрессий понимаются различно: одни считают главной причиной накопление в сосуде продуктов выделения, другие, как Р. Гертвиг (1914), видят главную причину депрессий в разрастании ядерного аппарата во время жизнедеятельности инфузории и преобладании, вследствие этого, хроматина над плазмой, ведущем к нарушению соотношения между плазмой и ядром, необходимого для правильного функционирования клетки. Нормальное приблизительное отношение макронуклеуса к плазме у *Paramecium* должно быть 1 : 67 (Ророфф, 1914), но при усиленном питании наступает разрастание макронуклеуса.

Удавалось вызвать явления депрессии и искусственно, напр., у *Stylonichia* введением в воду угольной кислоты, а у *Paramecium* — аммиака (Ророфф, 1909), а равно можно и устранить депрессию прибавлением к сеивому настою, в котором обыкновенно разводятся инфузории, мясного экстракта, изменением температурных условий и даже, по-видимому, встряхиванием (Кулагин, 1901; Calkins, 1902). Однако, эти приемы при повторении производят все более слабый эффект. Депрессия не имеет места, если культуру инфузорий пересаживать из одного настоя в другой. Вообще депрессии не имеют места в природе, когда инфузория меняет местонахождение, конъюгирует, инцистируется и т. п. Все эти явления предупреждают депрессию.

Однако, сущность устранения или предупреждения депрессии лежит, как оказалось по наблюдениям Вудрефа и Эрмана (Woodruff a. Rhoda Erdmann, 1914) гораздо глубже, а именно в происходящих во время депрессии изменениях ядерного аппарата, что заставляет признать предполагаемую Р. Гертвигом причину депрессий верной. Образование макронуклеуса из микронуклеуса независимо от конъюгации описывалось неоднократно для различных инфузорий (Аверинцев, 1906; Сварчевский, 1912; Россолимо, 1906). Наблюдения Казанцева над голодающими (после усиленного питания) инфузориями показали, что у них макронуклеус распадается на части, а микронуклеус начинает делиться, но все-таки удерживается старый ядерный аппарат, хотя и освободившийся от излишка хроматина.

Затем, уже и ранее обращалось внимание на то, что во время депрессии, макронуклеус подвергается распадению, а микронуклеус делится на 4 части (Ророфф, 1909).

Исследование Вудрефа и Эрмана показало, что при депрессии, во-первых, происходит распадение ядерного аппарата, аналогичное тому, какое наблюдается при конъюгации: макронуклеус в конце концов исчезает, а микронуклеус делится на 4 части, из коих 3 тоже исчезают, иначе говоря, происходит редукция хроматина и устранение его избытка, вызывавшего депрессию; во-вторых, как и при конъюгации, происходит таким образом обновление микронуклеуса: оставшаяся $\frac{1}{4}$ часть микронуклеуса делится еще раз и дает новый макронуклеус и микронуклеус. Если при конъюгации оба эти органоида формируются из соединенного хроматина двух особей, то в данном случае они формируются из хроматина одной и той же особи, почему это явление может быть сравнено с автогамией простейших или с девственным размножением многоклеточных (см. главу V), а именно, с теми случаями девственного размножения многоклеточных, когда яйцо оплодотворяется вторым редукционным тельцем или же редукционное тельце вовсе не выделяется, а следовательно не происходит и редукции числа хромосом (Hertwig, 1915). По Вудрефу и Эрману у *Paramecium caudatum* девственная смена ядра происходит через каждые 40 — 50 делений (каждые 25 — 30 дней культуры). Но более поздним наблюдениям Вудрефа (1916) причины, вызывающие явление, внутренние, чем и объясняется его различность, но Иоллос (1916) утверждает, что явление может быть вызвано в любой

момент жизненного цикла парамеция изменением внешних условий, а равно может быть и отдалено, но подавить его совсем никогда не удастся. Повидимому, у некоторых инфузорий при инцистировании происходит тоже обновление макронуклеуса. У *Stylonichia*, имеющей обыкновенно 2 макронуклеуса и 2 микронуклеуса, первые сливаются и дегенерируют, а вторые тоже сливаются, разрастаются и после разделения образуют из себя два макронуклеуса, но предварительно выделяют два микронуклеуса (Fermor, 1912)¹⁾. Точно так же при инцистировании амёб ядро тоже подвергается делению, при чем большая часть продуктов деления растворяется, а равно наблюдается при этом делении ядра вдвое меньшее число хромозом, т. е. редукции не только количественная, но и численная (Gläser, 1912). Возможно, что то же самое имеет место и при всех других способах устранения депрессии. Таким образом, основная мысль Мона, что смена ядерного аппарата имеет обновляющее действие, остается верной, но при этом оказывается, что такая смена может происходить не только при конъюгации, но и без нее, девственным путем. Если конъюгация не есть единственный путь обновления клетки, а самое обновление, если и происходит при конъюгации, то все же является побочным следствием, то в чем заключается главное и специальное значение конъюгации, а вместе с тем и подобных ей процессов вообще. Если были попытки найти периоды депрессии и у многоклеточных, напр., у гидры (Frischholz, 1909), то с другой стороны некоторыми они отрицаются и для простейших. Так, в опытах Гартмана (Hartmann, 1921) колониальный жгутиконосец, *Eudorina elegans*, при известных условиях размножения без копуляции гамет, в течение нескольких лет (с мая 1915 г.) дал 300 поколений колоний, пройдя при этом 1500 клеточных делений. Если замечалась депрессия, выражавшаяся в уменьшении размеров и числа клеток колонии, изменении темпа деления, то Гартман объясняет ее исключительно условиями культуры (длительным освещением, химическим изменением стекла резервуара и др.), но никогда не замечалось подобия девственного обновления ядра. Периодическая смена ядра, может быть, необходима у инфузорий, у которых оно поделено на макронуклеус, изнашивающийся при функционировании, и микронуклеус, остающийся в резерве, но у одноклеточных простейших, по мнению Гартмана, размножение может идти без смены ядра бесконечно.

Главное значение конъюгации, как и оплодотворения многоклеточных, сводится к соединению хроматина двух различных особей, и так как хроматин является главным носителем наследственных свойств, то, значит, к соединению наследственных свойств конъюгирующих особей и через это к изменению наследственных свойств эконъюгантов. По первоначальным наблюдениям Мона, у некоторых инфузорий особи, происшедшие делением одной особи, не конъюгируют. Если конъюгация вызывается явлением в роде цитотаксиса, то очевидно, что цитотаксические свойства родственных особей иные, чем особей неродственных. Впрочем, пройдя некоторое число делений, особи родственные тоже начинают конъюгировать, но такая конъюгация будто бы не имеет обновляющего действия. Возможно, что хотя конъюгация и копуляция неродственных особей и составляют своего рода *optimum*, но все же не составляют неизбежного условия. Ряд наблюдателей (Calkins, 1912; Jennings, 1910; Жуковский, 1898; Prowazek, 1899) доказывают, что для многих инфузорий родственное происхождение не препятствует конъюгации, и что иногда конъюгируют две особи, происшедшие делением одной, но что существует известный выбор при конъюгации, обусловленный, вероятно, более сильным цитотаксическим стремлением одних особей, нежели других, — это утверждают многие исследователи.

¹⁾ У инфузории *Urostyla* перед инцистированием происходит нечто похожее на копуляцию двух особей (Иловайский, 1916).

По Дженнингсу, конъюгируют преимущественно, хотя не всегда, особи одного роста и с одинаковым темпом деления, а эти признаки, как мы видели, наследственны у инфузорий. Если конъюгирующие особи мало отличаются друг от друга темпом деления, то эта разница у их потомства возрастает вдвое и вчетверо, хотя бы обе конъюгирующие особи были родственными и происходили от одного предка. Также увеличиваются колебания в росте, а равно число аномальных особей тоже возрастает среди потомства эксконъюгантов. Точно так же мы видели выше, что некоторые особенности, напр., способность противостоять ядам, приучение к температурным условиям, передаются непосредственному потомству инфузорий (стр. 20), но они обычно исчезают при конъюгации, почему они и названы длительными модификациями. Если инфузория приобрела какие-нибудь особенности, напр., придаток на переднем конце тела или наклонность к замедленному делению, приводящему к образованию цепочек из нескольких особей, как это было в опытах Дженнингса над голодающими инфузориями, то эти особенности передаются дочерним особям, но едва ли они сохраняются у потомства эксконъюгантов, как исчезают вообще изменения простейших, относящиеся к категории длительных модификаций (Iollos, 1912). Последующие наблюдения Иоллоса (1920) показали, что длительные модификации сглаживаются не только после конъюгации, но и после 6—7 девственных смен макронуклеуса, а также и после большого числа делений вообще. Сглаживающая сила одной конъюгации, таким образом, равна таковой 6—7 девственных смен ядра, а сглаживающая сила последней равна таковой 30—40 делений. Но в то же время иногда искусственно вызванные модификации, как, напр., понижение темпа деления при действии солей кальция, могут удерживаться не только после девственной смены ядра, но и после конъюгации, хотя все же в конце концов (при культуре в чистой воде) исчезают¹⁾.

Таким образом, конъюгация устраняет приобретенные клеткой под влиянием внешних агентов индивидуальные особенности, хотя бы они и передавались как длительные модификации ряду поколений, и вызывает возникновение новых наследственных уклонений, составляющих почву для деятельности подбора (см. главу IX).

Размножение, сопровождающееся у простейших конъюгацией, копуляцией и им аналогичными процессами, может быть названо половым, а размножение, которое с этими процессами не связано, бесполом. Чередование различных способов размножения свойственно весьма многим, если не всем простейшим.

Чередование поколений у простейших.

¹⁾ По мнению Иоллоса одни из этих модификаций, исчезающие после смены ядра, обусловлены изменением вещества ядра, а другие, не исчезающие после этой смены, — изменением плазмы, и потому они переживают эту смену. Однако, более естественно было бы допустить, что более прочные модификации зависят от изменения ядерного вещества, а менее прочные — плазмы. Впрочем, макронуклеус у инфузорий, предназначенный для отмирания (стр. 108), не отличается от плазмы в этом отношении, и вопрос может идти о макронуклеусе, за счет которого сменяется макронуклеус. Не потому ли модификация и сохраняется после смены ядра, что она распространяется и на макронуклеус, за счет которого эта смена и происходит?

Подобное явление наблюдается, напр., при размножении паразита, вызывающего малярию (рис. 78) и исследованного наиболее тщательно Грасси, а потом Россом (1900). В настоящее время различают несколько подвигов этих паразитов, живущих в крови людей, страдающих болотной лихорадкой, при чем величина периодов, отделяющих приступы лихорадки, совпадающие со временем его размножения, зависит от периодичности этого последнего. Приступы могут быть ежедневные, через день на 3-й, через два на четвертый. Цикл размножения начнем с амёбидной стадии, в которой паразит забирается в красные кровяные клетки, впоследствии погибающие. Внутри тельца паразит принимает форму розетки, вследствие образования на его периферии спор (*gymnosporae*), потом освобождающихся и снова дающих начало амёбидным зародышам, забирающимся в кровяные клетки. Такое

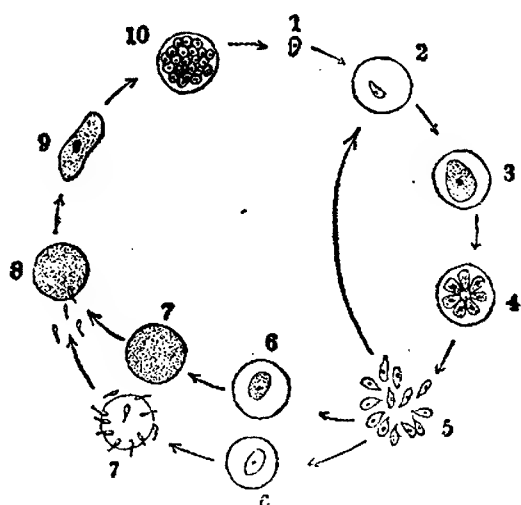


Рис. 78. Схема, изображающая цикл развития малярийного паразита. 1—6—в крови человека; 7—10 в теле комара. По ШAUDINNU из Львова.

размножение повторяется неоднократно и сопровождается каждый раз приступом лихорадки. Но рядом с этим наблюдается и половое размножение: паразиты в одних клетках разрастаются и представляют собой макрогонидии, а в других распадаются на мелкие подвижные микрогонидии. Но в крови человека макро- и микрогонидии не копулируют. Копуляция наступает только тогда, когда они будут всосаны комаром (р. *Anopheles*, а не *Culex*), и тогда в его кишечнике, вероятно, под влиянием испытываемого ими понижения температуры, макрогонидий копулирует с микрогонидием. Образовавшаяся через копуляцию клетка (*zygocysta*) проникает сквозь стенку кишечника, а наружный соединительнотканый слой последней образует подобие цисты кругом этой клетки. Там эта клетка распадается на мельчайшие нитевидные споры (*zygosporae*), проникающие во все части тела комара и в том числе в клетки его слюнных желез. При укушении комаром человека, эти споры со слюной комара попадают в кровь человека и дают амёбидных зародышей, которые снова начинают тот же цикл, и таким образом происходит заражение лихорадкой. Первое размножение служит для увеличения числа паразитов в теле их обладателя, или хозяина, и называется эндогенным, а второе — для заражения других особей, т. е. увеличения числа хозяев, и называется экзогенным.

На корневожках давно было замечено, что один и тот же вид является иногда в двух различных формах (Munier-Chalmas, Schlumberger), но потом выяснилось (Lister, 1894, 1895; Schaudinn, 1895, 98, 99), что и здесь мы имеем дело с чередованием поколений. Например, у *Polystomella* одно поко-

ление отличается большой центральной камерой раковины (рис. 44) и присутствием большого ядра (кроме мелких), образовавшегося слиянием нескольких ядер (макросферическое поколение), другое — меньшей центральной камерой при отсутствии большого ядра (микросферическое поколение). Микросферическое поколение дает начало бесполом путем амёбидным зародышам или агаметам, которые одеваются раковинкой и превращаются в макросферическое поколение, дающее начало зародышам с двумя жгутами, или гаметам.

Жгутиконосные зародыши, надо думать, копулируют и дают начало первому поколению.

С большой последовательностью прослежен весь цикл размножения на другой корненожке — *Trichosphaerium*, снабженной студенистым чехлом, через отверстие которого выходят неветвистые псевдоподии, и поверх чехла слоем палочек из углекислой магнезии (рис. 79).

Корненожка эта может размножаться делением на две или большее число частей (I A и I B), из которых каждая получает по нескольку ядер, так как в теле корненожки их имеется большое число. Этот способ размножения может быть назван бесполом или точнее, вегетативным, ибо как бы является результатом разрастания (вегетация) первоначальной особи. Затем, существует другой способ размножения, сводящийся к распадению протоплазмы на амёбообразные агаметы, содержащие по одному ядру, а потом превращающиеся без копуляции в корненожки (II — V). Эта форма размножения получила название агамогонии, или схизогонии. Образовавшиеся этим путем особи, лишенные слоя палочек (VI), могут тоже размножаться вегетативным образом (VI A и VI B), но в то же время могут размножаться иначе — распадением на массу мелких одноядерных клеток, образующихся после усиленного деления (карпокинетического) и без того многочисленных ядер и с образованием жгутиконосных спор, или гамет, копулирующих попарно и дающих начало путем карпокинетического деления ядра опять поколению, снабженному слоем палочек (VII — XIV) (Schaudinn, 1899). Эта форма размножения получила название гамогонии, или спорогонии.

У *Paramoeba eilhardi* точно так же, на ряду с размножением вегетативным — путем деления, наблюдалось образование массы жгутиконосных спор, вероятно, копулирующих (рис. 35).

Наконец, позднейшие наблюдения показывают, что у обыкновенных амёб (напр., *Amoeba minuta*) наблюдается чередование поколений: рядом с вегетативным делением на две части наблюдается распадение ядра на хромидии и образование из них вторичных ядер, около коих образуются агаметы, дающие амёбочек. Последние освобождаются по разрушении плазмы материнской особи. Но рядом с этим наблюдается, правда, в инцистированном состоянии, но тем же путем, т. е. с распадением ядра на хромидии и образованием из них вторичных ядер, формирование многочисленных амёбообразных гамет, а гаметы, принадлежащие к разным цистам, копулируют и дают начало новой амёбе (Ророф, 1911 и 1912; о копуляции см. Hedges, 1914). Отметим, что все эти явления говорят как будто за то, что амёбы представляют собой организмы, упростившиеся и, может быть, происходящие, как и раковинные корненожки, от жгутиконосцев, тем более, что у других амёб наблюдались подобные этим последним жгутиконосные гаметы (Metcalf, 1910; Алексеев, 1912).

Сопоставляя эти данные — можно прийти к заключению, что у многих простейших мы встречаемся с тремя способами размножения: вегетативным, или бесполом, затем агамогонией, сопровождающейся образованием не копулирующих зародышей, или агамет, и следовательно тоже долженствующей быть причисленной к бесполому размножению, и, наконец, гамогонией, сопровождающейся образованием копулирующих, чаще жгутиконосных спор, или гамет, и следовательно представляющей собою половое размножение. Однако, не трудно видеть, что хотя агамогония и вегетативный способ размножения оба должны быть отнесены к бесполому размножению, все-таки агамогония сходна по образованию зародышей с гамогонией, которую надо отнести к половому размножению.

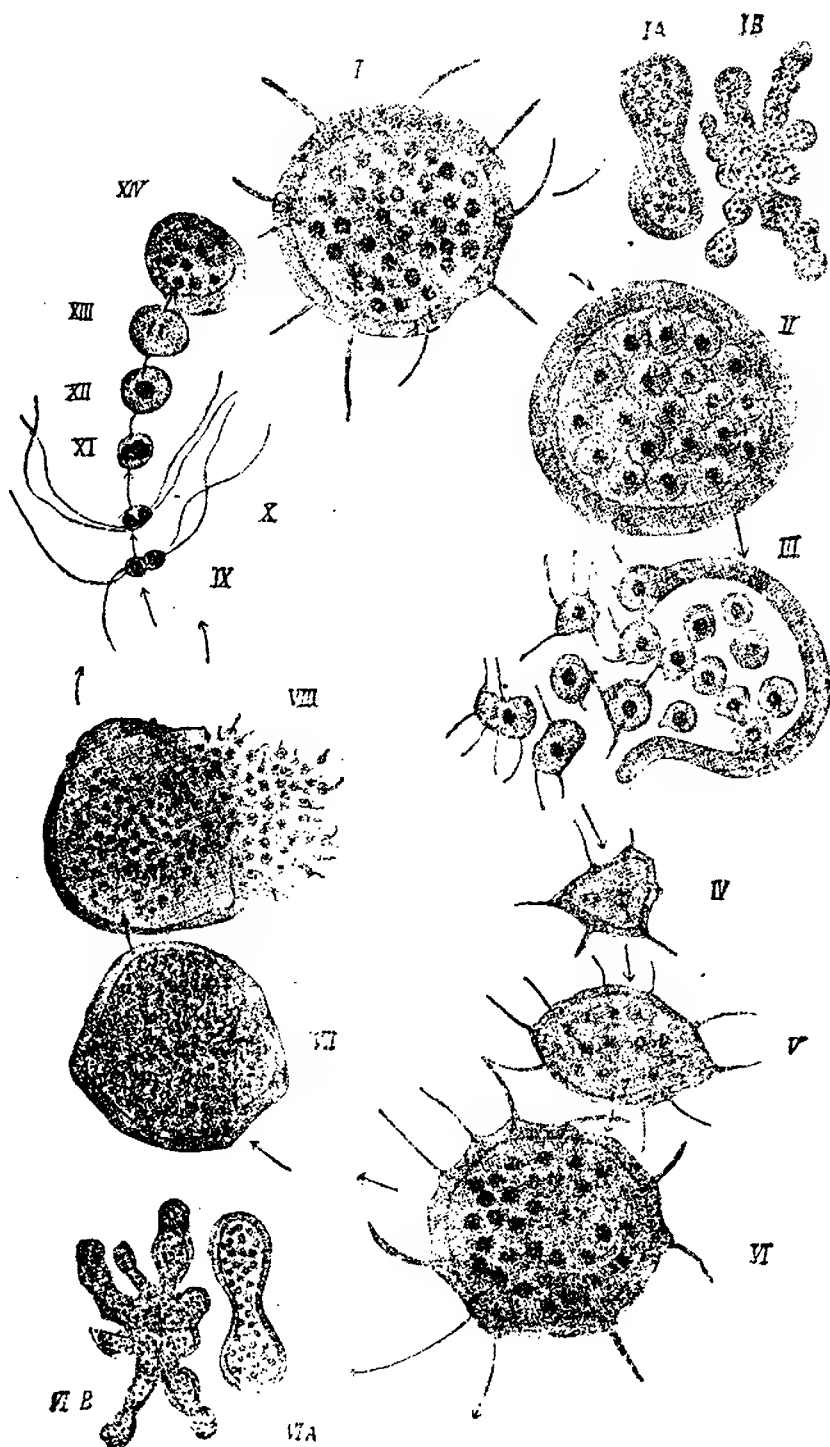


Рис. 79. Цикл размножения *Trichosphaerium sieboldi*. I A и I B, VIA и VIB — вегетативное размножение; I — VI — схизогония; VII — VIII — спорогония. Из Ланга по Шаудинну.

Во всяком случае, протистологи отличают агамогонию от девственного размножения, или партеногенеза, который представляет собой развитие особи из гаметы же, но без копуляции.

Очевидно также, что эти три формы размножения обыкновенно чередуются, сменяя одна другую, вероятно, в зависимости от условий, при которых происходит размножение. Конечно, мыслимы упрощенные циклы размножения, как, напр., у инфузорий, но половой процесс в виде конъюгации или его суррогата — обновления ядра и здесь все-таки повторяется через известное число поколений и конъюгирующее поколение можно рассматривать, как половое. Надо думать, что и у большинства других простейших половой способ размножения представляет постоянное звено в общем цикле.

Итак, процессы конъюгации, копуляции и т. п. аналогичны оплодотворению многоклеточных. Прежде сравнивали всю совокупность особей инфузорий, составляющих ряд поколений между двумя конъюгациями, с совокупностью клеток, составляющих тело многоклеточного животного. У инфузорий конъюгация ведет к появлению особи, способной к дальнейшему размножению в течение ряда поколений. У многоклеточных оплодотворение яйца живчиком ведет к появлению ряда клеточных поколений, но они составляют один организм. Поколения простейших, не конъюгирующие и не копулирующие вымирают, а те, которые конъюгировали или копулировали, дают начало новому ряду поколений. У многоклеточных клетки, составляющие тело особи, или соматические, специализировавшиеся для тех или других функций, никогда не конъюгируют и не копулируют¹⁾ и погибают. Клетки половые копулируют во время оплодотворения и они дают начало новому поколению.

Половой процесс и смерть.

Таким образом, естественным кажется предположение, что смерть тела многоклеточной особи есть неизбежное следствие повторяющегося деления соматических клеток без обновления путем конъюгации или копуляции. Теперь мы знаем, что конъюгация и копуляция могут заменяться у простейших девственным обновлением ядерного аппарата, к чему соматические клетки многоклеточных тоже не способны, но это не меняет общего хода приведенного рассуждения.

Все-таки, вопрос этот гораздо сложнее. Вейсман (1882, 1884) обратил внимание на то обстоятельство, что многие высшие растения в течение веков разводятся отводками, т. е. размножаются без полового процесса, и тем не менее не обнаруживают признаков вырождения. Нет полового процесса у бактерий, большинства грибов и др. Простейшие же, по взгляду Бючли (Bütschli, 1882) и Вейсмана (Weismann, 1883), оказались бессмертными, так как у них нет обособленной и предназначенной для умирания соматической части. Клетка не умирает, а делится и дает начало следующему поколению.

Поэтому Вейсман рассматривал смерть не как коренное свойство организма, а как своего рода приспособление, выработавшееся в природе ради устранения неизбежно портящихся от продолжительного функционирования и повреждения организмов.

Однако с простейшими дело обстоит иначе. Оставляя в стороне, как спорный, взгляд Калкина, допускающего явления старения у одноклеточных и рассматривающего депрессию как проявление этого процесса, надо отметить, что у простейших существует частичная смерть, напр., в виде отмирания части ядерного аппарата и т. п. явлений.

Действительно, мы видели, что даже у амёб не вся протоплазма материнской клетки идет на формирование зародышей, а часть ее разрушается (стр. 67). То же наблюдается у грегари и др. При размножении стебельчатых инфузорий стебелек в этом

¹⁾ Случай, когда описывалась конъюгация соматических клеток, напр., клеток кишечного канала мокриц (Ryder a. Pennington, 1894), основаны, повидимому, на неточности наблюдений (Шимкевич, 1896). Описывалась также конъюгация клеток раковых опухолей мышей (Bashford a. Murray, 1904), как описывалась неоднократно в этих опухолях клетки с редуцированным числом хромозом, т. е. вдвое меньшим, чем в клетках тела (Farmer, Moore a. Walker, 1903; Barratt, 1907). Клетки опухолей, действительно, обладают исключительной способностью к размножению и, при переносе с особи на особь в опытах Иенсена над мышами, размножались в течение 7½ лет, но вышеприведенные данные требуют проверки.

процессе участия не принимает и представляет тоже отмирающую часть. Таким образом, как в ядре, так и в плазме простейших мы можем отличать части: половую и соматическую, или, как мы назвали (стр. 67), генеративную и трофическую, и соматическая, иначе трофическая, часть является смертной.

Вообще говоря, по отношению к простейшим было бы правильное говорить не о бессмертии, а о преемственности живой протоплазмы, каковая преемственность в сущности свойственна и многоклеточным. В отсутствии полового размножения или обновляющего процесса у бактерий и грибов тоже нельзя быть уверенным. Шаудинн видел у *Bacillus Bütschlii* временное соединение двух ядер одной и той же клетки перед образованием спор, т.-е. процесс, напоминающий автогамию. Паркер и Гилльермон открыли копуляцию у бродильных грибов. Хотя разведение картофеля бесполом путем длится более 400 лет, а виноградной лозы—тысячелетия, но на картофеле заметно и вырождение, выражающееся в изобилии болезней, поражающих картофель, и уже предприняты опыты омолаживания и улучшения пород путем скрещивания и разведения из семян, т.-е. половым путем. При этом надо отметить чрезвычайную разницу в долговечности животных и растений, может быть, стоящую в связи с особенностями животной и растительной плазмы, из коих первая обладает способностью к выработке мышечного и нервного вещества, несвойственного второй. Действительно, по данным, собранным Вейсманом и Коршелем, кроме крупных млекопитающих, как киты и слоны, продолжительность жизни которых надо считать столетиями, значительным долголетием отличаются некоторые из хищных птиц, а именно: коршуны живут до 109, грифы до 118, соколы 164, а также пресмыкающиеся. Одной черепахе (*Testudo dandini*), прожившей 150 лет в неволе, приписывают 300-летний возраст. Наибольшая длительность человеческой жизни не превышала 185 лет.

Затем некоторые моллюски, напр., жемчужница (*Margaritana margaritifera*) достигают 100-летнего возраста, а актиния (*Actinia mesembryanthemum*)—67-летнего. У большинства беспозвоночных жизненный срок не велик: речной рак живет до 20 лет; самки муравьев до 10—15 лет; дождевые черви до 10; мелкие моллюски до 2—4 лет.

У растений мы знаем примеры, когда организмы жили тысячелетиями, как напр. знаменитые адансонии Новогвинецких островов, жившие 5000 лет. Даже столь непостоянные, казалось бы, органы, как листья, в исключительных случаях, напр., у *Welwitschia* пустыни Калахари, могут достигать столетнего возраста. Ничего подобного в животном царстве мы не находим, а потому и предельные периоды вырождения для растительных организмов должны быть значительно длиннее, чем для животных. Хотя и отмечают растения как организмы, способные к бесконечному росту (незамкнутые формы) в противоположность животным, коих рост ограничен до достижения взрослого состояния (замкнутые формы) (Küster, 1921), но по существу все же жизнь растений ограничена и предельным возрастом, и старением, как отдельных тканей, так и общим, выражающимся в замедлении роста.

Касательно причин старения и смерти многоклеточных был высказан целый ряд предположений. Мечников (1897) полагает, что причина старения лежит в отравлении организма побочными продуктами, накапливающимися в организме. Бюкли (1882) видел ее в постоянной трате фермента, стимулирующего жизнедеятельность организма. Другие указывали на возможное несовершенство механизма клеточного деления, допускающее неправильности в распределении хроматинных элементов между дочерними клетками и в частности приводящее к появлению нежизнеспособных клеток, механизма, находящего у простейших поправку в смешении ядерного вещества различных клеток при конъюгации и т. п. процессах (Delbeuf, 1891). Майнот (Minot, 1912) считает причиной старения замечаемое у всех многоклеточных при этом падение способности к росту, вызванное характерной для них дифференцировкой и специализацией клеток. Р. Гертвиг видит эту причину в естественной порче жизненного механизма, обусловленной его непрерывным функционированием, тогда как у простейших есть периоды прекращения жизненных функций и обновления организма.

Не вдаваясь в рассмотрение всех этих гипотез, отметим, что гипотеза Мечникова объясняет нам некоторые стороны старения организма. Действительно, напр., старческое

изменение стенок сосудов (артериосклероз) можно вызвать у кроликов и обезьян впрыскиванием выделений бактерий, а именно одного стафилококка (Manouelian, 1912), но гипотеза эта, как и все прочее, не объясняет явления во всей его целостности. Временная приостановка жизненных функций, на которую указывает Гертвиг, свойственна и многоклеточным, в виде спячки, анабиоза, инцистирования, а равно при восстановлении органов, или регенерации, мы имеем у многоклеточных случаи омолаживания клеток. При этом клетки обыкновенно округляются, в них наблюдаются пластомеры (стр. 61), они энергично размножаются и вообще становятся похожими на эмбриональные. Если есть различие в природе между одноклеточными и многоклеточными организмами, то оно лежит, очевидно, не в том, на что указывает Гертвиг ⁴⁾.

Поучительны в этом отношении колоннальные жгутиконосцы, как *Volvox* и др., с которыми подробнее мы познакомимся ниже. У них большая часть клеток колонии смертна, а именно—за исключением лишь клеток, предназначенных для размножения. Здесь впервые среди простейших встречаемся с обособлением половых клеток и соматических и впервые с явлением не частичной, а настоящей смерти.

Таким образом можно установить как правило, что соматическая часть всегда является смертной. У одноклеточных простейших отмирает часть ядра и плазмы, у колоннальных жгутиконосцев соматическая часть представлена большей частью клеток колонии, а у многоклеточных—всем телом животного. Почему соматическая часть смертна—мы можем говорить только гадательно. Можно отметить также, что обновление у простейших и половое размножение у многоклеточных всегда связаны с перестройкой ядерного аппарата. Мы не знаем, сколь долго может длиться бесполое размножение у многоклеточных. Вероятно, не бесконечно. Некоторые утверждают, что девственное размножение у них может быть бесконечным (см. гл. V), как и девственное обновление у простейших. Но оба эти процесса все-таки связаны с перестройкой ядра. Таким образом мы возвращаемся к нашему исходному пункту: смертность соматических клеток стоит в связи с неспособностью их перестраивать ядро, как это делают половые клетки простейших. Независимо от того, будет ли эта перестройка идти с оплодотворением или сходным с ним процессом, или же девственно, все-таки эта перестройка, повидимому, необходимое условие бесконечного размножения.

⁴⁾ Опыты над культурой тканей вне организма (см. гл. III) (Cargel, 1913; Максимов, 1916) были слишком кратковременны и могли получить значение доказательства способности клетки к бесконечному размножению только в том случае, если бы ткань удалось культивировать в течение периода времени, значительно превышающего долговечность того вида, от которого была взята ткань.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ, ИХ ТКАНИ, ОРГАНЫ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ.

Гидра, как представитель многоклеточного организма. — Происхождение различных тканей. — Отличия одноклеточных и многоклеточных организмов. — Характеристика тканей. — Связь отдельных клеток организма. — Системы органов и образование колоний. — Самостоятельность отдельных частей организма и опытные доказательства этой самостоятельности (трансплантация, эксплантация и т. п.). — Происхождение многоклеточных животных. — Гипотезы и переходные формы.

Гидра и происхождение тканей.

В наших водах встречается несколько видов пресноводного гидроидного полипа, или гидры [р. *Hydra*, подразделяемый теперь некоторыми даже на подроды, как-то: *Chlorohydra viridissima* (Pall.), *Pelmatohydra oligactis* (s. *fusca*) (Pall.) и др., см. Brauer, 1902; Baecker, 1921]. Каждый такой полипчик представляет в сущности мешочек, слепой на одном конце, которым он и прикрепляется к подводным предметам и который называется ногой, и имеющий отверстие на другом конце, которое можно назвать ртом, хотя оно служит как для вхождения пищи, так и для выведения остатков (рис. 80).

Ротовой конец называют оральным, а противоротовой — аборальным. Рот помещается на коническом бугорке (hypostoma), окруженном длинными щупальцами, число коих варьирует по видам. Внутри мешок этот имеет одну единственную полость, называемую гастральной и соответствующую нашей кишечной полости. Присмотревшись к рисунку 81, А, мы видим, что стенка тела гидры состоит из двух слоев — наружного, или эктодермы, и внутреннего, или энтодермы, при чем последний заходит в щупальца, куда продолжается и гастральная полость в виде узкого канала. Впрочем, родственные гидре морские колониальные организмы, соединяемые вместе с гидрой под именем гидрондов, или гидроидных полипов (рис. 84), имеют щупальца без полостей, плотные и выполненные иногда всего одним рядом светлых энтодермических клеток. Отвлекаясь от частности строения гидры и ей родственных форм, мы можем сказать, что они, являясь наиболее просто устроенными из многоклеточных животных, представляют собой двуслойный, открытый на одном конце мешок. Был описан Греефом (Greeff, 1869) морской организм *Protohydra*, сходный с гидрой, но лишенный щупалец и представляющий еще большее приближение к данной нами схеме, но эта форма очень мало изучена ¹⁾.

¹⁾ Вторичное исследование материала Греефа Адерсом (Aders, 1902) подтвердило только, что *Protohydra* может размножаться поперечным делением, но это свойственно впрочем и гидре (Koelitz, 1908).

Было даже высказано предположение, что *Protohydra* представляет собой ту же гидру, но дегенерировавшую под влиянием неблагоприятных условий, а именно действия соленой воды, ибо исчезновение шупалец наблюдается и у гидры при голодании (E. Schultz, 1906). Поверхностного

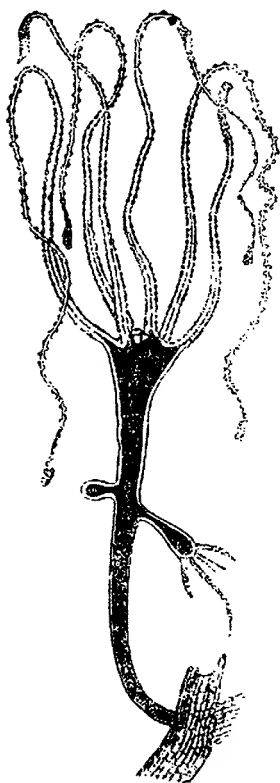


Рис. 80. Гидра серая (*Hydra oligactis*) на водяном растении, с двумя почками. Из Клауса.

взгляда на разрез через гидру достаточно, чтобы убедиться в одном важном обстоятельстве: клетки, входящие в состав ее тела, не все похожи между собой. Клетки эктодермы, будучи сходны между собой, да и то не все, непохожи на клетки энтодермы. В этом заключается одно из главных отличий высших многоклеточных форм, или Metazoa, от одноклеточных простейших, или

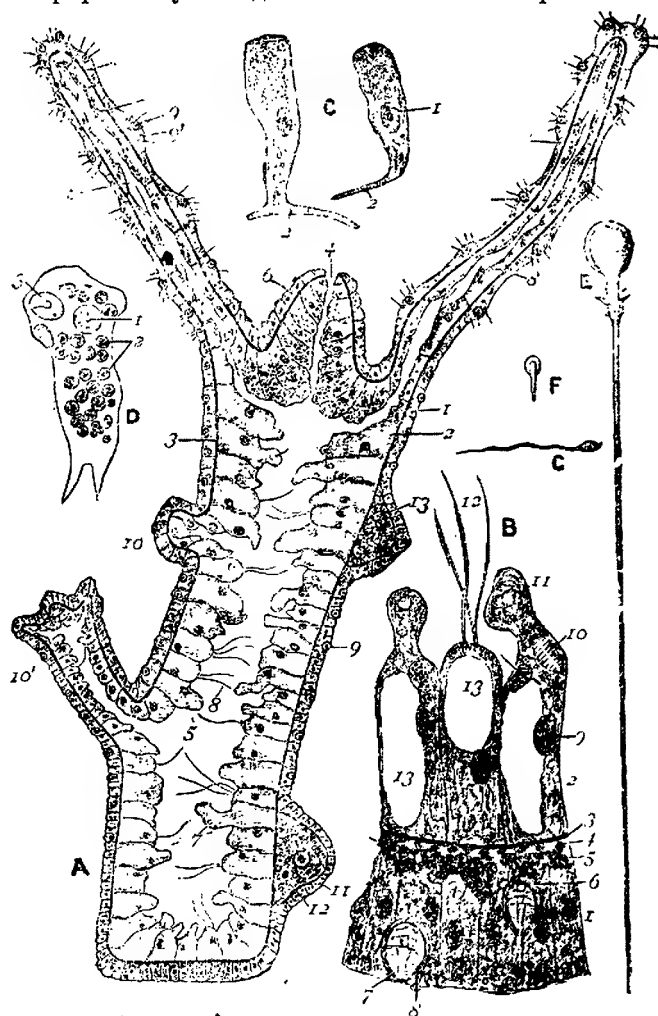


Рис. 81. А—продольный разрез через тело гидры. 1—эктодерма; 2—энтодерма; 3—опорная пластинка; 4—рот; 5—гастральная полость; 6—гиностом; 7—псевдоподии энтодермических клеток; 8—лх жгуты; 9 и 9'—стрекательные пузырьки (нематоциты); 10—10'—две почки в разных стадиях развития; 11—яичник; 12—одно яйцо, более созревшее; 13—семяник. В—часть разреза через стенку тела гидры при большем увеличении. 1—эктодерма; 2—энтодерма; 3—опорная пластинка; 4—мышечный слой; 5—интерстициальные клетки; 6—клетки с нематоцитами (7); 8—отростки этих клеток; 9—ядра клеток энтодермы; 10—заключенная клеткой водоросль; 11—псевдоподии клетки; 12—жгуты; 13—вакуоли. С—две клетки эктодермы. 1—ядро; 2—мышечный отросток. D—клетка энтодермы. 1—ее ядро; 2—живущие в ней водоросли; 3—заключенный нематоцит. E—нематоцит с вытянутой нитью. F—маленький нематоцит. G—личинка. Из Шиплея.

Protozoa. Простейшие, если и образуют колонии, состоящие из многих клеток, то все клетки такой колонии подобны одна другой. В теле *Metazoa* клетки слагаются в определенные комплексы, называемые тканями, при чем одна ткань непохожа на другую, да и элементы, входящие в состав одной и той же ткани, часто не сходны между собой.

Обратимся, однако, к более подробному рассмотрению организации гидры. Оба слоя ее тела отделены тонкой бесструктурной прослойкой, называемой опорной пластинкой, или мезоглеей, и представляющей первый намек на скелет, т.-е. на аппарат, который служит поддержкой мягким тканям в силу своей большей плотности. При поверхностном сравнении мы можем сопоставить эктодерму с кожей, но при ближайшем рассмотрении мы убеждаемся, что, на самом деле, в эктодерме залегают многие элементы, которые у высших животных, напр., у человека, помещаются в иных органах, напр., в нервной и мышечной системе. Эктодерма гидры (рис. 81, В) представлена довольно крупными цилиндрическими клетками, между основаниями которых

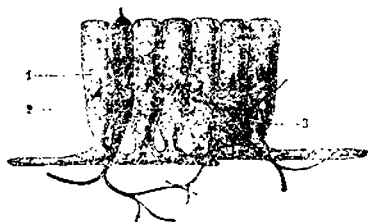


Рис. 82. Рисунок, показывающий расположение клеток в кожном слое гидры. 1—эпителиальные клетки с мышечными отростками; 2—чувствительные клетки; 3—первая клетка. Из Л. и В. Шимкевич.

залегают мелкие клетки, получившие название промежуточных, или интерстициальных. Одни из клеток эктодермы развивают внутри себя особые, своеобразные аппараты, напоминающие уже известные нам трихоцисты инфузорий и получившие название стрекательных пузырьков, или нематоцист. При раздражении клетки, снабженной обыкновенно торчащим наружу придатком, из пузырька, вероятно вследствие его эластичности, быстро выставляется (рис. 83) длинная нить, лежавшая в нем свернутой и ввероченной внутрь его¹⁾.

Нити эти служат для парализования мелких животных, приближающихся к гидре, и поражают их при помощи вытекающей через нить из пузырька жидкости, но не убивая однако (Иванцов, 1896). Впрочем, действие стрекательных нитей неодинаково: одни из них, поражая животное, вонзаются в него, протыкая даже твердый верхний хитиновый покров, если он не толст; другие, обвивая, напр., волоски рачка, парализуют движение его конечностей; третьи, приклеиваясь к посторонним предметам, помогают гидре прикрепить свои щупальца или гипостом, а прикрепив эти части, гидра освобождает ногу и таким образом передвигается (Тогге, 1908).

¹⁾ Выпячиванию нити наружу кроме того помогают находящиеся около пузырька сократимые волокна, вроде мионем, и пзвитая эластическая лента, или лассо. Сократимые волокна не только сжимают пузырек, но и открывают прикрывающую то отверстие, через которое вворачена нить, крышечку (Will, 1909). Придаток стрекательной клетки обыкновенно считают за аппарат, воспринимающий раздражение, но другие (Jacobson, 1912) рассматривают его как аппарат, механически помогающий разряду пузырька. Вообще весь стрекательный орган представляет прекрасный пример высокой дифференцировки клетки у *Metazoa*.

Другие клетки эктодермы, особенно лежащие на слепом конце гидры, или ноге, развивают внутри себя зернистые отложения, которые, будучи выделенными наружу, служат для приклеивания гидры к подводным предметам. Некоторые из эктодермических клеток ноги, а также и щупалец обладают способностью выпускать амёбообразные отростки, служащие также для прикрепления к подводным предметам (Наманн, 1908; Зыков, 1898). Клетки, которые образуют внутри своего тела различные отложения, предназначенные для удаления из тела клетки, называются железистыми, или одноклеточными железами. Вышеупомянутые зернистые клетки, как и содержащие стрекательные пузырьки, являются железистыми. Покуда все эти черты не нарушают сравнения эктодермы гидры с кожей высших животных, тоже часто изобилующей железами. Но оказывается, что клетки эктодермы (у гидры даже и те из них, которые содержат стрекательные пузырьки и зернистости) не являются просто устроенными, а снабжены на своем внутреннем конце отростком (рис. 82), и в отростке залегают сократимые, лежащие вдоль отростка волокна, или фибриллы, подобные мионемам простейших (см. стр. 66). Все эти отростки слагаются под эктодермой в непрерывный слой, носящий название мышечного. Таким образом, одна и та же клетка служит для образования части покровов и части мышечного слоя. Ткань, которая образует покровы органов и выстилает как наружные, так и внутренние их поверхности, называется эпителиальной. С этой точки зрения и эктодерма, и энтодерма гидры представляют эпителий. Но клетки эктодермы, а также и энтодермы у гидры снабжены мышечными отростками, образующими под эктодермой слой продольных, а под энтодермой — поперечных волокон. В теле высших животных, даже в теле недалеко от гидры стоящих форм, мышечный слой состоит из вполне самостоятельных удлиненных сократимых клеток и является в виде самостоятельной ткани, называемой мышечной, или мускульной. Клетки же эктодермы и энтодермы гидры являются таким образом эпителиально-мышечными, как их назвал Клейнбергер (1872). Они показывают нам, как могла произойти мышечная ткань: отросток эпителиально-мышечной клетки получал все более и более сильное развитие, а ее эпителиальная часть редуцировалась и мало-помалу она приняла форму настоящей, лежащей под кожей мышечной клетки. Таким образом, мышечную ткань мы можем охарактеризовать присутствием в ее клетках особых сократимых фибрилл, подобных мионемам простейших. Совокупность нескольких, обыкновенно очень многих, мышечных клеток, соединенных определенным образом, мы называем мышцей, или мускулом.



Рис. 83. Клетки со стрекательными пузырьками. I — нить свернута спирально внутри пузырька; II — нить выпущена наружу. Каждая клетка снабжена ядром и небольшим шипиком, прикосновение к которому вызывает выпускание нити. Из Шмейля.

Кроме того, в эктодерме гидроидных полипов многие клетки снабжены снаружи небольшими волосками, или шипиками, напоминающими подобные образования в органах чувств высших животных (рис. 82). Такие клетки носят название перципирующих, или чувствующих, и представляют простей-

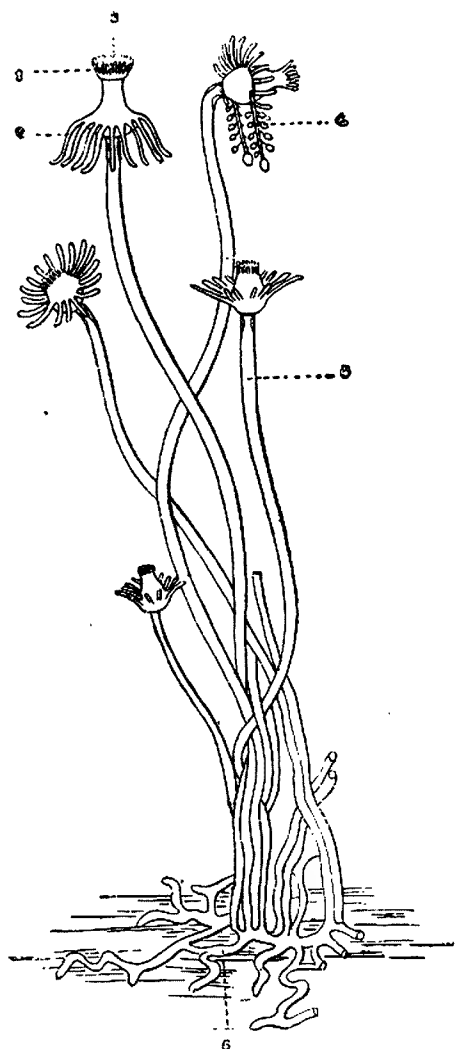


Рис. 84. Колония гидроидных полипов *Tubularia indivisa*. 1—околоротовые щупальца; 2—второй венчик щупалец, находящийся при основании полипа; 3—рот; 4—стебелек с половыми почками; 5—стебель колонии; 6—корневище колонии. Из Шиплея по Ольману.

шую форму органов чувств. На своем внутреннем конце они дают длинные ветвистые отростки, которые иногда подходят прямо к мышечным элементам. Раздражение, напр., прикосновением, чувствующей клетки может передаваться мышечным элементам и вызывает их сокращение. Весь этот акт у физиологов носит название рефлекса, ибо сокращение является ответом на произведенное раздражение, или его отражением (буквальное значение слова рефлекс). Обыкновенно, однако, путь рефлекса сложнее. Волоконца чувствующих клеток идут не прямо к эпителиально-мышечным клеткам, а к клеткам с ветвистыми отростками, лежащим под эктодермой и называемым нервными, или ганглиозными, а эти клетки, представляющие некоторую правильность расположения и образующие своими отростками под эктодермой сеть, особенно густую кругом рта и в ноге (Hadži, 1909), уже в свою очередь дают отростки к эпителиально-мышечным клеткам и притом не к мышечной, а к эпителиальной их части.

При таких условиях путь рефлекса вполне напоминает таковой высших животных. Раздражение чувствующей клетки, а у высших животных органа чувства, передается отдельной ганглиозной клетке, а у высших—определенной части нервной системы. Оттуда в виде импульса раздражение передается мышечному отростку или мы-

шечной клетке. В результате—сокращение мышцы и движение животного. Во всяком случае, если возможен первый путь рефлекса (непосредственно от чувствующих клеток к мышечным), то мыслимо и существование животных, имеющих органы чувств (перципирующие клетки) и мышцы, но не имеющих нервных клеток.

Сами нервные клетки суть не что иное как погружившиеся под эктодерму чувствующие клетки. Это доказывается переходными формами: попадают у гидроидов нервные, лежащие под эктодермой клетки, одним концом, однако, выходящие на поверхность тела гидроида и даже иногда несущие на этом конце шипик. Это—клетки, находящиеся на пути к превращению в нервные. У высших животных нервные элементы, как ганглиозные клетки, так и их отростки, или нервные волокна, образуют самостоятельную ткань — нервную, клетки которой характеризуются присутствием отростков, обыкновенно слагающихся в особые комплексы — нервы. Эта особенность нервных клеток вытекает из самой сущности их как проводников раздражений и импульсов, ибо эта роль требует прежде всего проводящих аппаратов, какими и являются клеточные отростки, образующие у большинства нервы.

В то время как у гидры и близких к ней форм нервные клетки являются разбросанными, и мы даже не можем доказать, чтобы они все стояли в связи, у большинства Metazoa клетки эти по большей части собраны в особые комплексы, которые носят название нервных центров, а в частности могут иметь форму стволов, трубок, вздутий, или ганглиев, соединенных перемычками, или комиссурами, состоящими только из одних, волокон ¹⁾.

Энтодерма гидры (рис. 81, В и D) представляет такой же эпителий, как и эктодерма, и клетки ее так же имеют мышечные отростки, но они снабжены жгутами. Они, однако, могут втягивать жгуты, выпускать амёбообразные отростки и захватывать пищевые частицы внутрь. Таким образом пищеварение у гидры и многих животных может совершаться внутри клеток.

У высших форм пища попадает в пищеварительную полость, куда изливают свои соки различные железы. Соки эти переводят пищу в растворимое состояние, и она тогда может всосаться через стенки кишечника в тело животного. Такое пищеварение называется полостным и оно тоже свойственно гидре и низшим беспозвоночным, но рядом с этим у них каждая клетка эпителия пищеварительной полости совершает акт пищеварения внутри себя. Такое пищеварение называется внутриклеточным, или паренхиматозным, и такая способность клеток к захватыванию и перевариванию твердых частиц — фагоцитозом ²⁾. Мы видели, что у гидры между двумя ее слоями тела, которые назовем первичными, имеется опорная пластинка,

¹⁾ Hadži (1909) описывает перципирующие клетки и в энтодерме гидры. Нервные клетки описывались и ранее в энтодерме родственных гидре животных, но оказывались имеющими иное значение (Pratt, 1903).

²⁾ Из этого описания ясно, насколько сомнительны результаты опытов Трамблея (Trambley), произведенных над гидрой в XVIII столетии. По Трамблею, гидра продолжает жить, если даже ее вывернуть наизнанку, т.е. энтодермой наружу. Последующие исследователи, повторявшие эти опыты, толкуют их различно: одни утверждают, что у таких вывороченных гидр эктодерма через рот и разрывы тела мигрирует наружу (Nusbaum, 1887); другие, повидимому, более близкие к истине, — что из этих гидр остаются живыми лишь те, которым удастся принять нормальное положение (Ishikawa, 1890), а прочие гибнут.

или мезоглея, ими выделяемая. У медуз (рис. 85), родственных гидре и имеющих тело приблизительно в виде зонтика, несущего по краям щупальца, с рукояткой, на конце которой лежит тоже часто окруженное щупальцами ротовое отверстие, в диске, образующем зонтик, находится между экто- и энтодермой, кроме опорной пластинки, сильно развитой студенистый слой. В нем замечается присутствие волокон, отличающихся эластичностью. У высших медуз волокна развиты слабо, но зато в студенистой массе наблюдаются ветвистые клетки, попавшие сюда из экто- и энтодермы еще во время развития медузы (рис. 86). Таким образом возникает ткань, являющаяся промежуточной, служащая опорой и в то же время связью для других тканей. Она и называется соединительной тканью, а хрящ и кость высших животных являются лишь ее дальнейшим видоизменением.

Ткани эти характеризуются весьма сильным развитием основного, залегающего между клетками вещества, представленного у медуз студенистой массой.

Наконец, в теле высших животных мы находим еще кровь и лимфу, состоящие из клеток и жидкого основного вещества. Таким образом исчерпываются все главные формы тканей многоклеточных животных.

Ткани эпителиальные, нервная и мышечная — являются главнейшими и играют наиболее активную роль, тогда как роль соединительной, хрящевой, костной тканей скорее пассивная. Кровь и лимфа появляются лишь у более высоко стоящих форм и могут быть с теоретической точки зрения рассматриваемы как разжиженная ткань, похожая по природе на соединительную. Совокупность элементов, залегающих у животных между экто- и энтодермой, называют обыкновенно мезодермой или для ближайших к гидре форм употребляют термин мезенхимы, отличие коей от мезодермы будет объяснено в следующей главе. Мышечные клетки, клетки студия медуз и т. п. элементы составят мезенхиму, или средний слой тела многоклеточных животных, являющийся по сравнению с двумя первичными слоями позднейшим и потому называемый вторичным.

Отличие многоклеточных от простейших. Итак первое отличие простейших (Protozoa) от многоклеточных (Metazoa) состоит не столько в преобладании одноклеточности между первыми, так как между ними встречаются и колонии клеток, а в том, что клетки таких колоний всегда одинаковы, а у вторых, тоже представляющих из себя колонию клеток, эти клетки различны и дифференцированы на ткани. Сообразно этому у Protozoa все функции выполняются одной и той же клеткой, а у Metazoa функции эти распределены между различными тканями: раздражимость преимущественно свойственна нервной ткани, сократимость — мышечной клетке, способность к внутриклеточному пищеварению — белым кровяным клеткам и т. д. Это не значит, чтобы эти специализированные ткани всегда теряли прочие функции кроме той, которая является для них характерной. Мышцы сохраняют свою раздражимость и реагируют на раздражение, если даже нервные окончания в них так или иначе убиты, напр., введенным в кровь животного кураре. Нервные клетки, как в этом

можно убедиться на прозрачных животных, напр., на мелком ракообразном *Leptodora hyalina* (s. *kindtii*) (Wiedersheim, 1890), сохраняют сократимость своих отростков.

Даже эпителиальные клетки сохраняют способность активно перемещаться, но не амёбоидно, а путем изменения формы тела, как это наблюдалось на продолжающих жить вырезанных кусочках роговицы глаза (Orpel, 1912) и на вырезанных участках зародышей позвоночных (Osowski, 1914), чем и объясняется закрытие обнажившейся при отрезании участка его поверхности слоем эпителия. Иначе говоря, клетки ткани, развивая специальные функции, могут и не терять других. Самая дифференцировка клеток, составляющих тело Metazoa, построена, таким образом, на принципе деления труда, но деления не полного. Другая черта, отличающая Protozoa от Metazoa, относится к области размножения и отчасти нам знакома (стр. 119).

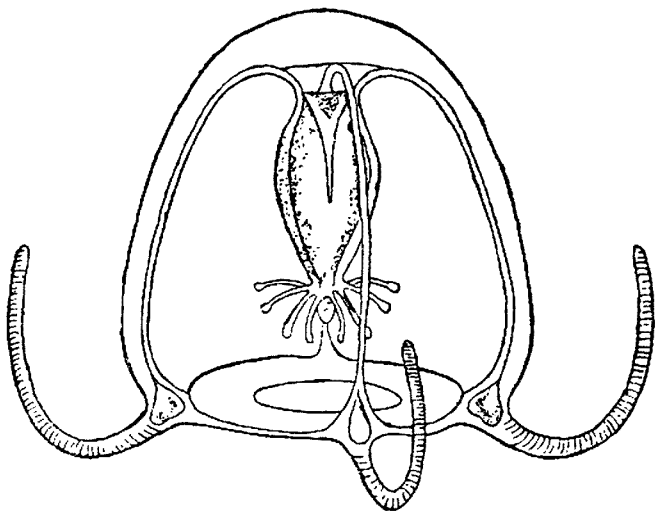


Рис. 85. Гидроидная медуза *Cyataeis vulgaris*. По Агассицу и Майеру.

У гидры в эктодерме, у других недалеко стоящих от нее форм в энтодерме, а у губок и большинства высших форм в среднем слое — называют половые клетки: яйца и живчики. У гидры и других они созревают на одной и той же особи, но у многих животных — на разных. Первые животные называются гермафродитными, вторые раздельнополыми. Оплодотворенные яйца дают начало новым гидрочкам, но кроме того на теле гидры может появиться бугорок, или почка (рис. 87), которая развивается в новую гидру и, оторвавшись, начинает вести самостоятельную жизнь. Кроме того гидра может размножаться

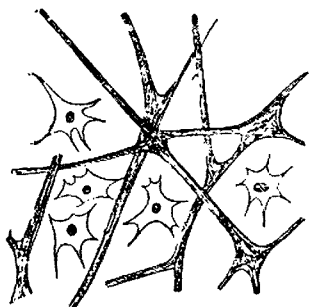


Рис. 86. Звездчатые клетки и волокнистые перекладины студня высшей медузы, или сцифомедузы. По Клаусу.

делением, как поперечным (рис. 87) (Koelitz, 1909), так и продольным (рис. 88), (Joseph, 1913).

Размножение многоклеточных при помощи яиц называется половым. Размножение при помощи почек и делением, а равно другими аналогичными способами — называется бесполом, или вегетативным. Таким образом, хотя обе эти формы размножения свойственны и простейшим, но здесь же

обнаруживается и отличие между Protozoa и Metazoa. У первых сама клетка, составляющая их тело, или отдельные клетки, входящие в состав колонии, могут давать начало новым особям. Этому процессу может предшествовать или не предшествовать половой процесс. У Metazoa только небольшая сравнительно часть клеток, называемых половыми, сохраняет способность к воспроизведению новой особи, при чем обыкновенно — хотя, как увидим, далеко не всегда — процессу развития предшествует акт оплодотворения. Но, кроме того, многие Metazoa обладают способностью воспроизводить новых особей из отходящих частей своего тела, что вполне соответствует вегета-

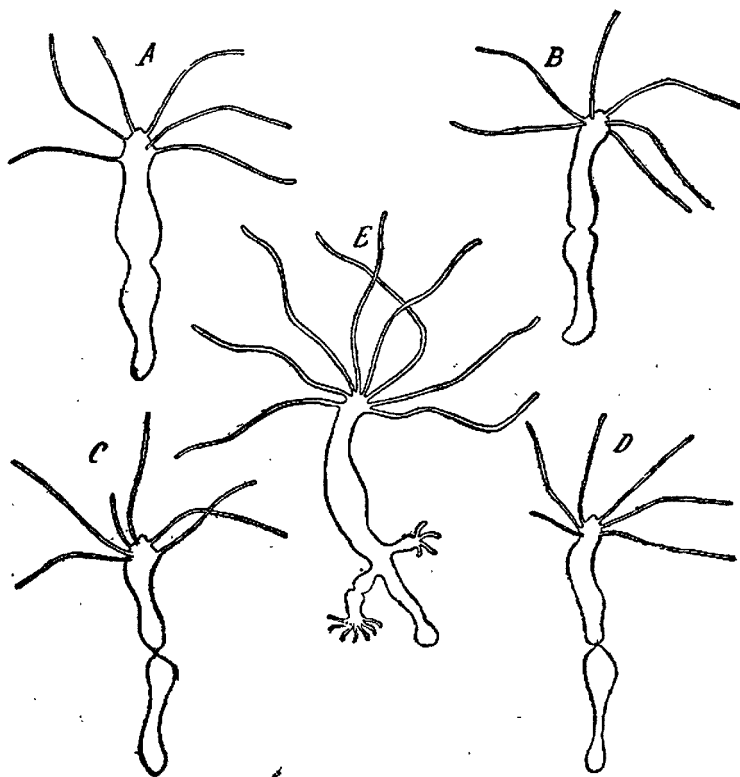


Рис. 87. Гидра, размножающаяся поперечным делением. По Кёлицу.

тивному размножению простейших. Во всяком случае простейшее животное само разменивается, если можно так выразиться, на потомство, а сложное многоклеточное — уделяет для этой цели лишь часть своего организма, а прочая часть и притом большая часть его, называемая соматической, предназначена к смерти. Лишь немногие отмирающие части тела простейших могут быть рассматриваемы как соматические (стр. 119).

Эпителий.

Перейдем теперь к рассмотрению тканей. Эпителиальная ткань может быть различной по форме клеток и по их расположению. Прежде всего различаем эпителий однослойный, когда клетки расположены в один слой (рис. 89, а, б), и многослойный, когда клетки расположены в несколько слоев (рис. 89, в). Однослойный эпителий в зависимости от формы клеток

бывает плоский (прежде называвшийся часто эндотелием, если он выстилает внутренние полости; рис. 89, с, е) и цилиндрический (рис. 89, а, б, f, g). По присутствию различных придатков на клетках, мы можем различать: эпителий мерцательный (а) — когда через поры наружного, покрытого кутикулой края выступают подвижные реснички; жгутиковый (g) — когда каждая клетка несет только один подвижной жгут; воротничковый (f) — когда жгут окружен плазматическим воротничком при основании. Различают также

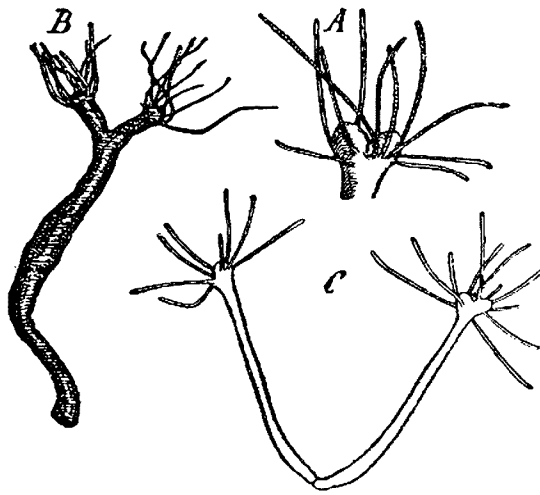


Рис. 88. Гидра, размножающаяся продольным делением: А — передний конец. В — целое животное в начале деления; С — гидра, уже разделившаяся на две. По Лейберу.

и иные формы: амёбоидный эпителий, когда клетки его обладают способностью выпускать псевдоподии (h), чувствительный (невроэпителий), когда он содержит чувствующие и вообще служащие для восприятия раздражений клетки (рис. 82), и др.

Наконец, эпителиальные клетки, утолщая свои стенки, могут принимать роль опорной ткани, каковую отнюдь не следует смешивать с опорными тканями иного происхождения (Кашкаров, 1915; см. соединительная ткань, стр. 137).

Клетки эпителия могут выделять на наружной поверхности бесструктурное, но слоистое или пористое вещество, — кутикулу, или отличное

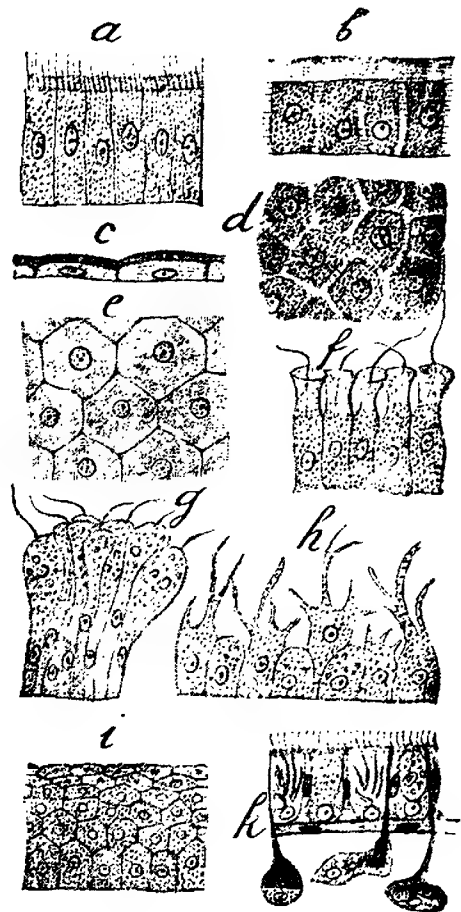


Рис. 89. Различные виды эпителиальной ткани: а — ресничный эпителий; б — цилиндрический в профиль, d — сверху; с — плоский эпителий в профиль, е — сверху; f — воротничковый эпителий; g — жгутиковый; h — эпителий кишечного канала с амёбоидными отростками; i — многослойный эпителий; k — паружный эпителий ресничного червя с клетками пигментными, железистыми и клетками, заключающими в себе так наз. рабдиты, или органы, напоминающие трихоциты, диффузорий. Из Ланга.

от нее химическое вещество — хитин, образующий твердый покров насекомых, ракообразных, паукообразных, многоножек и др. ¹⁾).

У моллюсков клетки покровов выделяют особое затвердевающее вещество конхиолин, образующее раковину и могущее, как и хитин, пропитываться известковыми отложениями. Наружные клетки многослойного эпителия,

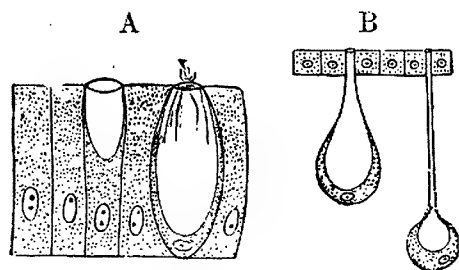


Рис. 90. А и В — одноклеточные железы. Из Боаса.

пропитываясь кератином, или роговым веществом, и наслаиваясь в виде неравномерно лежащих слоев, или наростов, дают различные роговые образования: поверхностные слои кожи, чешуи гадов, рога, копыта, когти и ногти и другие сродные образования. Наконец, мы уже видели, что отдельные клетки эпителия могут вырабатывать различные вещества и превращаться в железы. Таковы слизеотделительные железы слизистых оболочек и многие другие. Ядро и плазма при этом часто оттесняются к основанию клетки, все тело ее наполняется секретом. Иногда клетка выделяет свой секрет только через разрыв своих стенок, иногда имеется выходное отверстие или даже более или менее длинный выводной проток (рис. 89, к; 90, А и В).

Кроме одноклеточных желез у животных, главным образом у позвоночных, появляются многоклеточные железы, имеющие форму углублений и впячиваний эпителиального слоя. Они так и возникают у зародыша: эпителий углубляется внутрь в виде мешочка или плотного набухания, которое делается вскоре полым, т.е. тоже принимает форму мешочка. По форме своей (рис. 91) они могут быть трубчатыми, являясь то разветвленными, то неразветвленными; при этом или все клетки железы

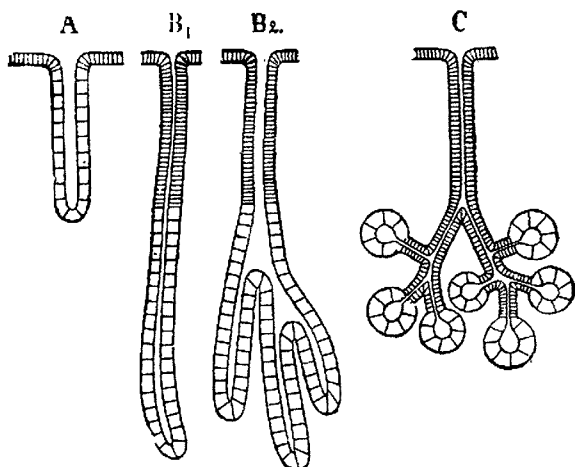


Рис. 91. Схемы многоклеточных желез: А — простая трубчатая железа; В₁ — трубчатая железа с обособившимся выводным протоком; В₂ — разветвленная трубчатая железа; С — альвеолярная железа. Из Боаса.

то разветвленными, то неразветвленными; при этом или все клетки железы

¹⁾ Присутствие в хитине волокон, пронизывающих всю его толщу от внутренней поверхности к наружной, а равно присутствие у наружной поверхности выделяющих хитин клеток телец, напоминающих базальные тельца мерцательных клеток (стр. 71), дали повод к предположению, что хитиновые образования произошли через хитинизирование ресничек мерцательного эпителия, сопровождавшееся выделением слоев хитина между ними (Holmgren, 1902).

деятельны, или клетки выводящего протока уже не выделяют секрета, иначе говоря, проток обособился от железы.

Если представим себе, что разветвленная трубчатая железа получила на конце вздутия — альвеолы, и деятельный эпителий сосредоточен только в этих вздутиях, то тогда она называется альвеолярной, или гроздевидной. Наши потовые железы принадлежат к числу трубчатых, сальные к числу альвеолярных. Содержимое деятельных клеток такой железы может просачиваться в полость ее через стенки клетки (напр., в потовых железах), или выделяется в виде комочков, или, наконец, клетки сами лопаются, освобождают свое содержимое в полость железы и заменяются новыми (напр., в сальных железах).

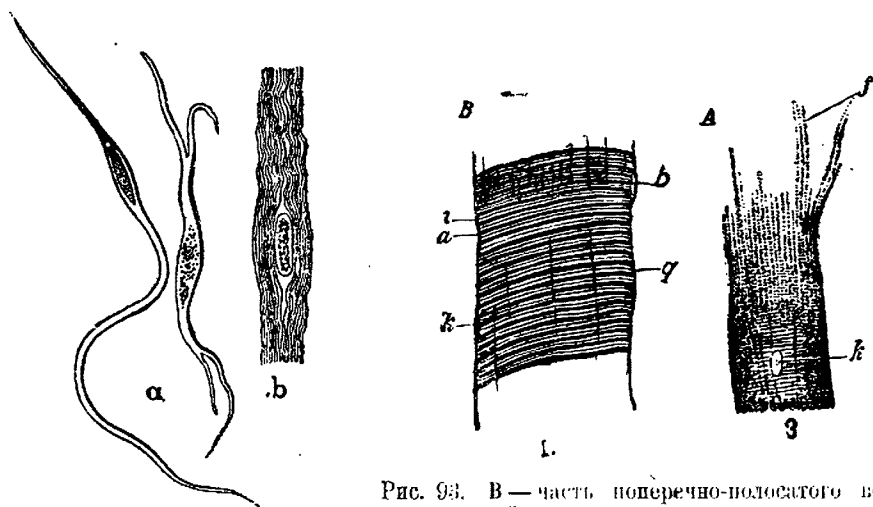


Рис. 92. а — Гладкие мышечные волокна человека. По Арнольду; б — фибриллы гладкого мышечного волокна. По Энгельману.

Рис. 93. В — часть поперечно-полосатого волокна человеческой мышцы при сильном увеличении: а — двупреломляющее, б — однопреломляющее вещество; i — темная прослойка в однопреломляющем светлом веществе; к — ядра; q — сарколемма. А — часть расщепленной мышцы лягушки: к — ядро; f — фибриллы. Из Штёра.

Мышечная ткань всегда составлена из клеток, содержащих сократимые фибриллы, между коими может оставаться мелкозернистая протоплазма клетки, или саркоплазма. Но далеко не всегда вся клетка выполняется этими фибриллами. Наоборот, иногда значительная часть клетки, даже напр., у столь высоко организованных форм, как круглые глисты, не развивает фибрилл — и у этих червей она вдаётся иногда в виде пузыревидного, содержащего ядро выступа в полость тела. В тех клетках, которые почти всецело обратились в мышечные, около их ядер все-таки часто остаются участки зернистой саркоплазмы.

Мышцы высших Metazoa двойного типа: одни носят название гладких и у позвоночных обуславливают главным образом произвольные движения, а другие — поперечно-полосатых и стоят у них в зависимости от воли животного. У беспозвоночных такого соотношения между строением и функ-

Мышечная
ткань.

цией мышц не наблюдается: у моллюсков часто все мышцы гладкие, у членистоногих и мышцы кишечника поперечно-полосатые. Поперечно-полосатые волокна обыкновенно слагаются в пучки, одетые и пронизанные соединительной тканью и часто прикрепленные концами при помощи сухожилий к покровам и скелетным образованиям.

Гладкое волокно (рис. 92) представляет удлиненную одноядерную клетку. Около ядра часто сохраняется саркоплазма, а остальная часть волокна превратилась в тончайшие сократимые фибриллы.

Поперечно-полосатые волокна (рис. 93) одеты снаружи кутикулярной оболочкой — сарколеммой. Как под ней, так и в центре волокна могут лежать многочисленные ядра. Таким образом поперечно-полосатое волокно есть многоядерная клетка, происходящая обыкновенно из одноядерной

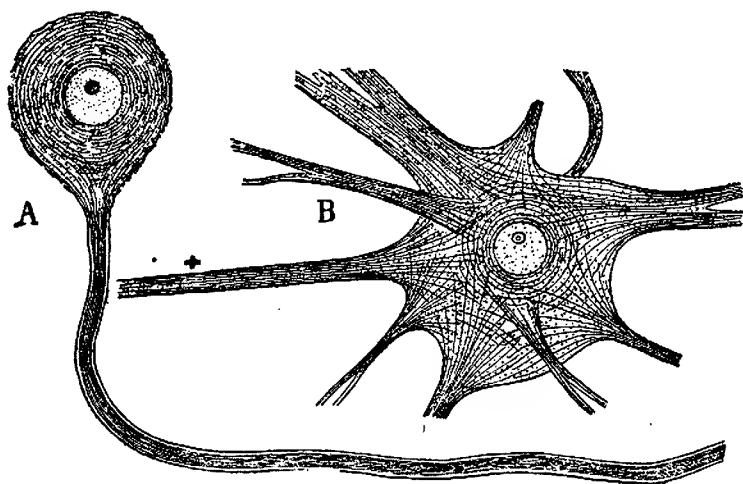


Рис. 94. А — униполярная ганглиозная клетка из нервной системы одного кольчатого червя. По Роде. В — ганглиозная клетка из электрической лопасти мозга ската (*Torpedo*); обозначенный + отросток нервный, а все остальные протоплазматические. По М. Шульце.

путем деления ее ядра. Если ядра остаются в центре, то около них сохраняется саркоплазма, иногда занимающая всю осевую часть волокна. Остальная часть волокна превращается в тонкие фибриллы, представляющие чередование светлых (однопреломляющих) и темных (двупреломляющих) участков, обуславливающих поперечную полосатость всего волокна. Кроме того существуют и иные формы мышечных клеток, как ветвистые поперечно-полосатые мышцы двустворчатых моллюсков (Brück, 1914) и др.

Нервная ткань.

Нервная ткань, как мы видели, состоит из ветвистых клеток и волокон, представляющих отростки этих клеток. Каждый нерв, какой бы длины он ни достигал, состоит из совокупности отростков, отходящих от клеток, залегающих в той или другой части нервной системы и тянущихся непрерывно по всему протяжению нерва.

Обыкновенно нервные клетки (рис. 94) снабжены отростками, по числу которых различают: униполярные, т.е. с одним отростком, клетки; бипо-

лярные — с двумя отростками и, наконец, мультиполярные — со многими отростками.

Однако, при таком делении все отростки ганглиозных клеток рассматриваются как равнозначные, чего на самом деле нет, и мы должны отличать отростки двух сортов: нервные и протоплазматические, или невриты и дендриты. Последние, обыкновенно, древовидно-ветвистые (рис. 95) и хотя тесно соприкасаются и переплетаются, но, повидимому, все-таки не анастомозируют с отростками других клеток.

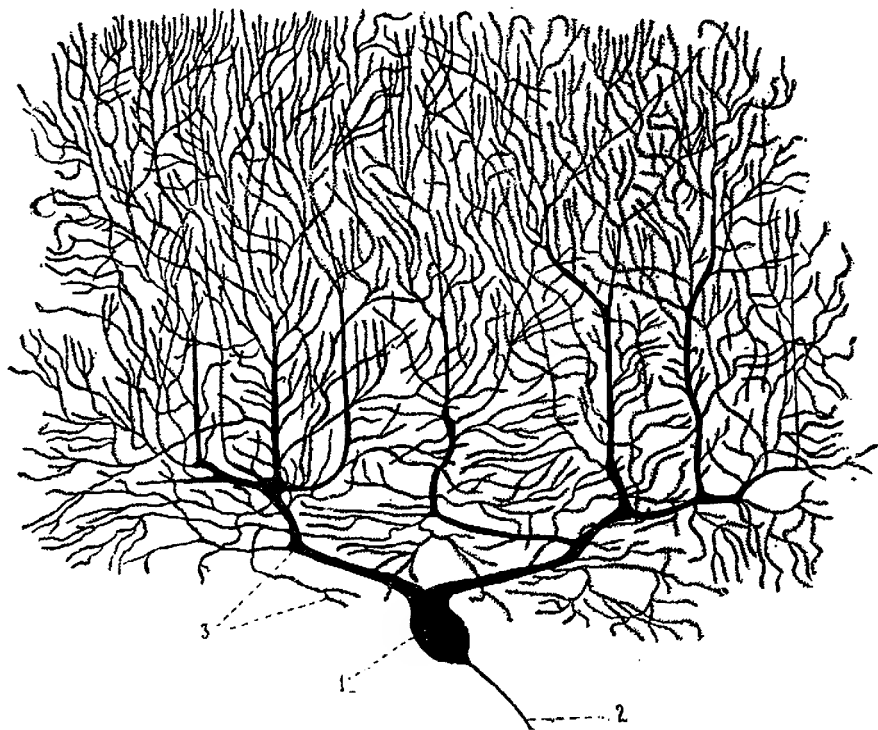


Рис. 95. Нервная клетка (клетка Пуркинье) из мозжечка человека. 1 — тело клетки; 2 — нервный отросток; 3 — дендриты. Из Штёра.

Собственно нервные отростки бывают, обыкновенно, в числе одного. Нервные отростки или продолжают в нервное волокно или же могут разбиваться на тонкие фибриллы. Входя в состав нервного волокна, отросток получает устаревшее и не выражающее вовсе сущности отношений название осевого цилиндра. В сущности этот отросток, как и самое вещество нервной клетки, состоит из тончайших нервных фибрилл. На своем протяжении осевые цилиндры могут давать боковые ветки, носящие название коллатеральных, а также и ветвиться незадолго до своего окончания. Как клетки в нервных массах, так и волокна в нервах не составляют исключительной составной части этих органов. В нервных массах часть клеток, тоже снабженных отростками, может играть роль опорной ткани и называется в таком случае невроглией. Так же и в нервах, кроме волокон, в боль-

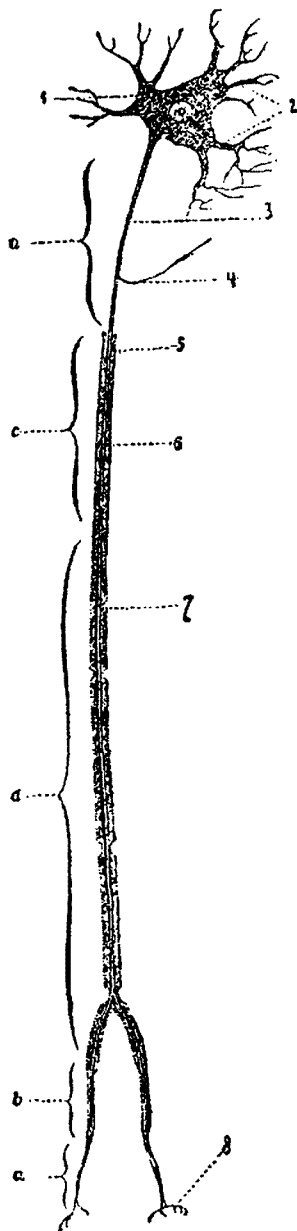


Рис. 96. Схематическое изображение нервной клетки и ее отростков. 1 — нервная клетка; 2 — дендриты; 3 — первый отросток; 4 — коллатеральные ветви; 5 — миелиновое влагалище; 6 — осевой цилиндр; 7 — неврилемма; 8 — окончания. При а — волокно голое; при с — с одним миелиновым влагалищем; при d — с миелиновым влагалищем и неврилеммой; при b — с одной неврилеммой. Из Штёра.

шинстве случаев имеются еще клетки, повидному, соединительнотканного происхождения, служащие для образования их оболочек. Хотя осевые цилиндры могут вовсе не иметь оболочек, по обыкновенно они одеты тонкой бесструктурной оболочкой, вероятно, соединительнотканного происхождения (рис. 96), содержащей на своей внутренней стороне ядра с некоторым количеством окружающей их протоплазмы. Эта оболочка называется неврилеммой, или швановской. Но, кроме того, у позвоночных большинство волокон между швановской оболочкой и осевым

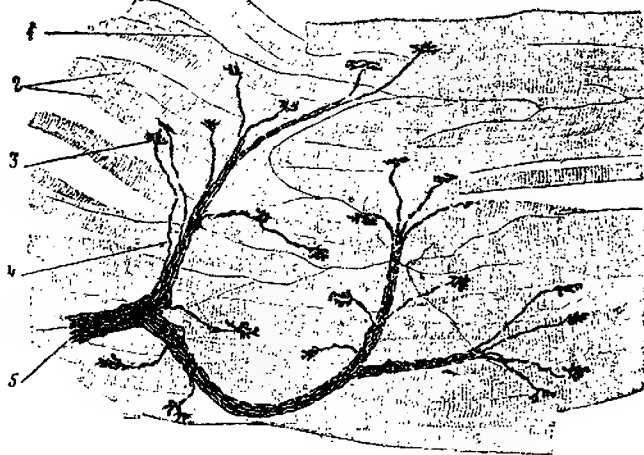


Рис. 97. Двигательное окончание нерва в поперечно-полосатой мышце кролика. 1 — чувствующие первичные волокна; 2 — мышечные волокна; 3 — двигательные пластинки; 4 — волокна с миелиновым влагалищем; 5 — нерв. Из Штёра.

цилиндром имеет слой из вещества, похожего на жир, или миелина. Эта оболочка, называемая миелиновым влагалищем, однако, тянется не непрерывно: через довольно правильные промежутки она прерывается, и неврилемма, образуя кольцевую перетяжку, прилегает в этих местах к осевому цилиндру непосредственно. Перетяжки эти облегчают возможность проникновения в ткань осевого цилиндра питательным веществам из крови и лимфы.

У позвоночных (рис. 96) осево-цилиндрический отросток вначале является голым; далее, он уже одет на некотором протяжении миелиновым чехлом. Затем, по выходе отростка из цен-

трального органа, напр., спинного мозга, он одевается еще и неврилеммой и, наконец, в мелких разветвлениях он одет только одной неврилеммой, а в самых конечных ветках волокно опять является голым.

Как нервные центры, так и нервы одеты еще слоями соединительной ткани различной толщины. Одни нервные волокна, называемые чувствующими, идут к чувствующим клеткам или свободно заканчиваются между клетками различных органов небольшими утолщениями или иным образом, другие — двигательные — подходят к мышцам. На поперечно-полосатых мышцах (рис. 97) можно наблюдать, что веточка, подходящая к каждому мышечному волокну, разбивается на некоторое число вторичных ветвлений, прилегающих к самому волокну и слегка утолщенных на конце. Эти веточки лежат на небольшом содержащем ядра диске, носящем название двигательной или концевой пластинки (рис. 98).

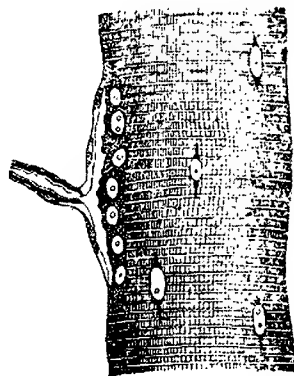


Рис. 98. Поперечно-полосатое мышечное волокно с многочисленными ядрами: слева концевая пластинка. По Кюне из Гатчека.

Мы видели, что соединительная ткань и сродные с ней ткани: хрящевая и костная, обыкновенно характеризуются большим количеством основного вещества, вид и состав которого различны. Но в настоящее время мы знаем такую форму соединительной ткани, а именно пузырчатую, в которой основное вещество отсутствует вовсе (Кашкаров, 1915), и которая по виду очень похожа на эпителиальную опорную ткань. Во всяком случае понятие об основном веществе не надо смешивать с понятием о межклеточном веществе, находящемся в небольшом количестве между клетками некоторых эпителиев, а также и клетками соединительной ткани, когда они располагаются на подобие эпителия сплошным слоем. Вещество это, обладающее характерными реакциями, служит для соединения клеток между собой. Соединительная, хрящевая и костная ткани дают при варении клей и называются клейдающими, и вещество, получаемое при варении соединительной ткани, называется глютином. Соединительная ткань служит, действительно, для соединения прочих тканей между собой и входит в состав почти всех органов. Обыкновенно различают две главные ее формы.

Соединительная ткань.

Студенистая соединительная ткань — в виде бесструктурного, иногда полужидкого основного вещества и внедренных в него клеток, с ветвистыми, сливающимися между собой отростками (рис. 86) у высших животных встречается только в эмбриональном состоянии, а у низших, например у сцифомедуз, где она образует толщу диска, и у полипов, весьма распространена.

Волокнистая ткань, в основном веществе которой залегают многочисленные пучки волокон, а между ними находятся клетки (рис. 99, В). Первоначально клетки имеют веретеновидную форму, а потом принимают форму

пластиночек, прилегающих к поверхности пучков. В эмбриональном состоянии эта ткань представляет тоже студенистое основное вещество, пронизанное отростками клеток. Клетки эти с их отростками и дают начало

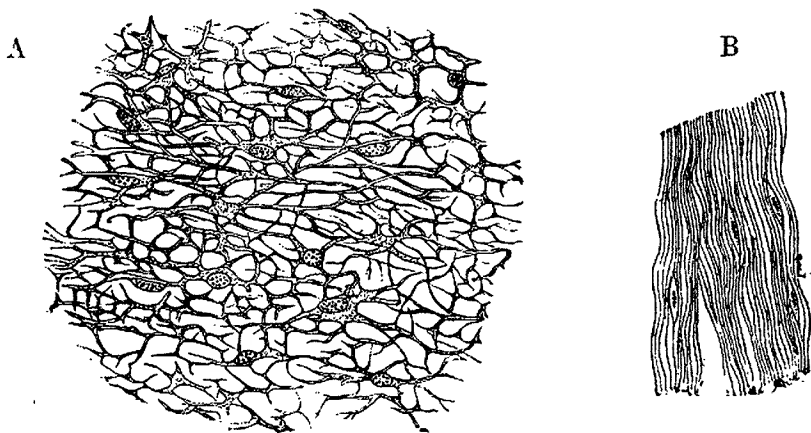


Рис. 99. А — ретикулярная ткань. По Гегенбауру. В — волокнистая ткань млекопитающего. По Гатчеку.

первым волокнам, или фибриллам, а эти уже впоследствии растут и увеличиваются в числе продольным расщеплением, вытесняя студенистое вещество и

замещая его. Клетки соединительной ткани иногда развивают в себе значительное количество жира, оттесняющего ядро и плазму к оболочке клетки и тогда называются жировыми (рис. 101, В). Различные видоизменения этой ткани могут быть сведены к следующим главным.

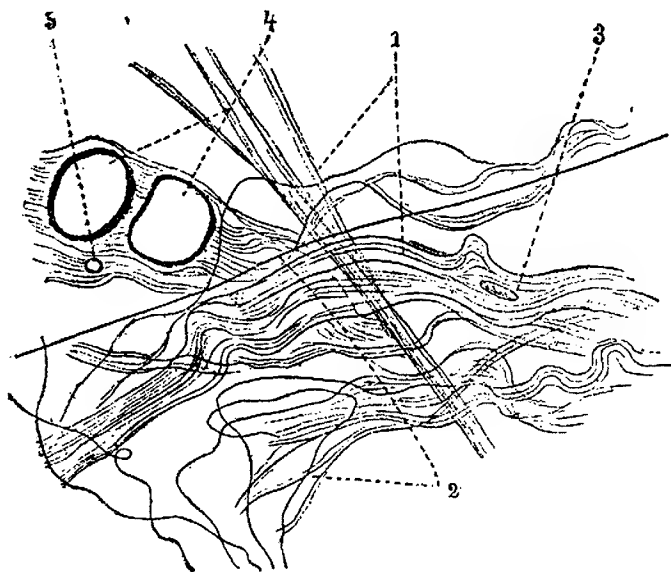


Рис. 100. Участок рыхлой соединительной ткани. 1 — пучки соединительнотканых волокон; 2 — более упругие, отдельно лежащие волокна; 3 — соединительнотканная клетка с ядром; 4 — жировые клетки; 5 — капля жира. Из Штёра.

а) Ретикулярная ткань: волокна образуют сеть (reticulum), в узлах которой находятся ядра, принадлежащие соединительнотканым клеткам, прилегающим к перекла-

динам сети (рис. 99, А). В ячеях сети залегают многочисленные лейкоциты. Эта ткань встречается, напр., в лимфатических железах (см. главу IV).

б) Рыхлая соединительная ткань: соединительнотканые фибриллы образуют пучки, перекрещивающиеся во всех направлениях; между пучками

находятся щели, наполненные лимфой. Клетки прилегают к пучкам в виде пластинок (рис. 100). Эта ткань участвует в образовании почти всех органов высших животных.

с) Эластическая ткань: в волокнистом веществе находятся особые волокна, тоже являющиеся производными соединительнотканых клеток, но отличающиеся по своим физическим и химическим свойствам (упругость, способность противостоять кислотам и щелочам). Волокна эти образуют обыкновенно сеть, и количество их различно; иногда почти все основное вещество, как например в связках, состоит из этих эластических волокон.

д) Плотная соединительная ткань встречается в сухожилиях и подобных образованиях и характеризуется большой компактностью, вследствие парал-

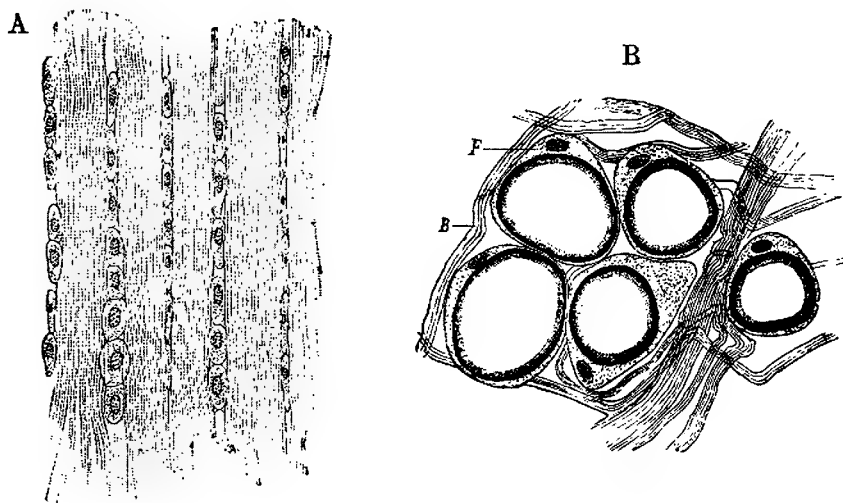


Рис. 101. А — плотная ткань сухожилий. По Гегенбауру. В — соединительная ткань с жировыми клетками: А — жировые клетки; В — пучки соединительнотканых волокон. По Ранвье.

лельного и плотного расположения волокнистых пучков. Содержит также эластические волокна. Клетки расположены продольными рядами (рис. 101, А).

е) К этой же категории или совершенно особняком должна быть поставлена вышеупомянутая (стр. 137) пузырчатая ткань, состоящая из клеток с небольшой примесью волокон, но без основного вещества и по степени плотности напоминающая хрящ.

Хрящевая ткань, встречающаяся не только у позвоночных животных, но у моллюсков и даже червей (Новиков, 1912), при варении дает хондрин и также состоит из клеток и основного вещества.

Если последнее бесструктурно и прозрачно, то хрящ называется гвализовым (рис. 102, А). Если оно содержит волокна — волокнистым (рис. 102, В). Если оно содержит сеть упругих волокон, то эластическим.

Клетки, заключенные в веществе хряща, окружены концентрическими слоями новообразующегося основного вещества, образующего около них капсулы. Такая клетка может делиться внутри капсулы и кругом дочерних клеток

Хрящевая
ткань.

отлагаются новые слои основного вещества. Поэтому часто хрящевые клетки лежат группами.

Хрящ снаружи одет соединительнотканной оболочкой — перихондрием, или надхрящницей.

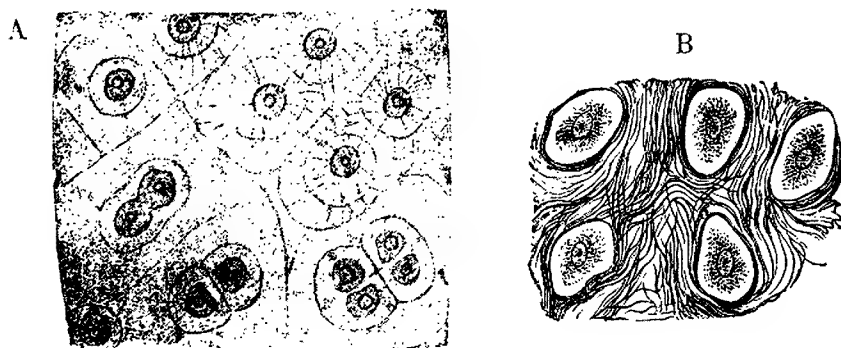


Рис. 102. А — гиалиновый хрящ; В — волокнистый хрящ. По Гегенбауру.

Костная ткань.

Костная ткань развивается на месте волокнистой соединительной ткани или на месте хряща. Источником ее развития в последнем случае служат индифферентные клетки, залегающие под перихондрием (рис. 103, А) или даже сами хрящевые клетки (Дейнека, 1916). Те или другие выделяют костное вещество на месте распадающегося хряща, а сами превращаются

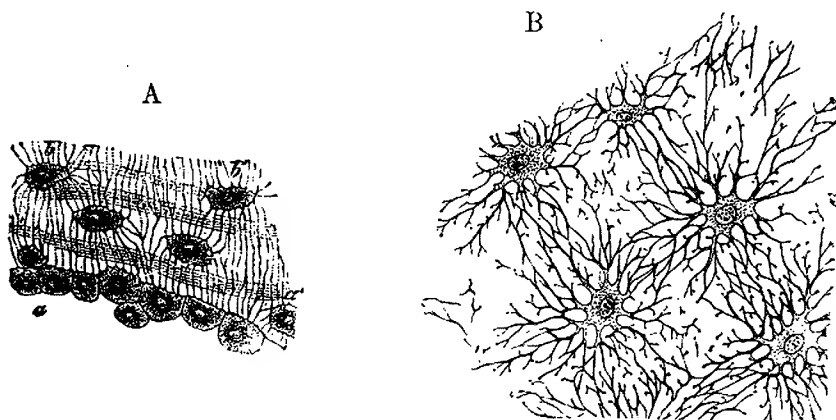


Рис. 103. А — образование кости: а — образовательные клетки (остеобласты); б — костные клетки; В — кость с костными клетками. Из Ланга по Гегенбауру.

в так называемые костные тельца или, правильнее, костные клетки. Перихондрий становится периостом, или надкостницей. В простейшем случае кость состоит из звездчатых клеток с анастомозирующими отростками, залегающих в полостях и каналах костного вещества (рис. 103 В). Само костное вещество тоже состоит из волокнистой массы и склеивающего волокна промежуточного вещества. В более сложных случаях в костном веществе проходят анастомозирующие друг с другом Гаверсовы каналы, содержащие

кровеносные сосуды (рис. 104). В длинных костях имеется срединный канал, заполненный костным мозгом, очагом образования красных кровяных клеток у взрослого животного. Костный мозг, кроме жировых клеток и мельчайших сосудов, содержит неправильной формы крупные клетки со многими ядрами, или миелоциты.

Костное вещество, по растворении известковых солей в какой-нибудь кислоте, превращается в мягкую массу, дающую при варении оссеин.

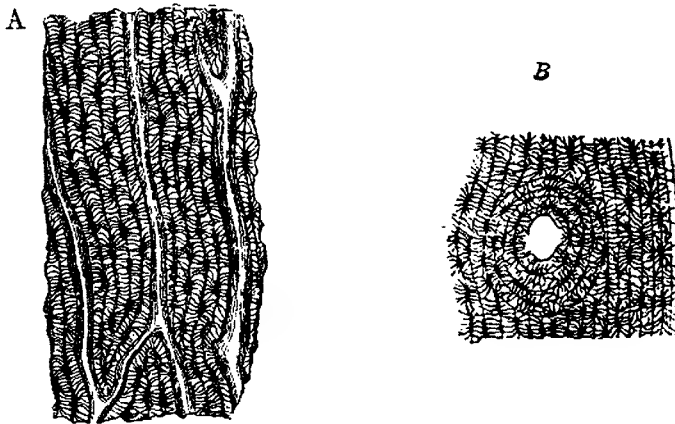


Рис. 104. А — трубчатая кость в продольном разрезе; В — трубчатая кость в поперечном разрезе. Из Гатчека.

Мы видели, что отличительная особенность лимфы и крови, как тканей, заключается в том, что их основное вещество жидко. Однако, кровь, выпущенная из сосудов, свертывается, т.-е. образует сгустки из особого волокнистого вещества — фибрина. Под лимфой мы понимаем жидкость с форменными элементами в виде так называемых лейкоцитов, т.-е. белых неокрашенных клеток с одним или иногда несколькими ядрами и зернистой протоплазмой, способных к свободному передвижению при помощи псевдоподий и внутриклеточному пищеварению. Различают несколько сортов лейкоцитов с неодинаковыми функциями. В крови позвоночных и немногих беспозвоночных, кроме лейкоцитов, имеются еще эритроциты, или красные кровяные тельца, представляющие клетки, пропитанные гемоглобином — веществом, обладающим приблизительно одинаковым сродством как к кислороду, так и к угольной кислоте. Роль красных кровяных клеток заключается в снабжении тканей кислородом, взамен которого кровь получает угольную кислоту — один из продуктов жизнедеятельности тканей. Кроме разнесения пищи, одно из главнейших назначений лейкоцитов состоит в пожирании бактерий (рис. 105), а также разлагающихся отмерших тканей и вообще посторонних твердых веществ, попавших в тело животного. Гигантские клетки брюшины морской свинки переваривают даже раковинки диатомовых водорослей из коллоидальной кремневой кислоты (Aichel, 1913). Лейкоциты, пользуясь своей способностью свободного передвижения, странствуют в различные полостные органы животного, в известных случаях и на наружную поверх-

Лимфа и
кровь.

ность тела, нередко являясь при этом защитниками организма от бактерий. У животных, питающихся илом и подверженных прорывам кишечника, как, напр., у морского червя *Sipunculus*, белые кровяные клетки, скопляясь в месте прорыва, образуют из себя подобие заплаты, функционирующей, вероятно, временно, покуда не зарастет ранка (Догель, В., 1916).

От красных кровяных клеток и зависит красный цвет крови. У беспозвоночных кровь обыкновенно бесцветна, если же и окрашена, то, за немногими исключениями, окрашены не форменные ее элементы, а самая жидкость.

Красные кровяные клетки лишены способности активно изменять форму: они округлы или овальны. Ядро их у млекопитающих с возрастом исчезает или остаются едва заметные следы его, но у тех животных, у которых ядро сохраняется, напр. у тритонов, наблюдалось размножение эритроцитов каркиокинетическим делением (Jolly, 1902). У высших животных, кроме того, найдены в крови еще мелкие амёбоидные элементы, или тромбоциты, которые, распадаясь, вызывают свертывание крови и закупоривание сосудов при поранении.



Рис. 105. Белое кровяное тельце лягушки, заглатывающее нитевидную бактерию. Три одна за другой следующие стадии постепенного поглощения, или фагоцитоза. Из Ферворна.

Из всех перечисленных тканей эпителий является древнейшей, а яйцо на известной стадии, как увидим ниже, представляет в сущности пузырек, образованный одним слоем эпителия, из которого потом возникают элементы всех внутренних органов. Генетически ткани мышечные, нервная и соединительная, как мы видели, тоже возникли из эпителия. Слётопольский (Slotopolsky, 1921) обращает внимание на способность эпителия и у высших животных образовывать ткани, являющиеся генетически его производными.

Так, эпителий потовых желез млекопитающих и радужины глаза позвоночных вообще дают гладкие мышечные волокна. Внутри эпителиального мешочка, образующего зубную эмаль у позвоночных (эмалевого органа), эпителиальные клетки принимают характер студенистой соединительной ткани. Эпителиального происхождения клетки глазного хрусталика превращаются в волокна хрусталика и его капсулы, похожие на эластические волокна соединительной ткани. Волокна эпителиального происхождения мы находим и в других частях глаза позвоночных (в Цинновой зоне и Десметиевой оболочке). Эпителиальные клетки в семенниках быка приобретают характер жировой ткани. Если прибавить, что эпителиального происхождения ткань спинной струны, или хорды, позвоночных (см. главу IV) будто бы может местами видоизменяться в хрящ (Bruni, 1912; Русанов, 1913), также, что при регенерации (см. главу VIII) на счет эпителия путем омолаживания могут возникать различные ткани, то выражение Слётопольского, говорящего о «всемогуществе» эпителия, окажется не лишним значения.

Связь клеток
организма.

Приведенный краткий очерк учения о тканях показывает нам, что организм каждого многоклеточного животного состоит из клеток и из их производных, как хитин, соединительнотканые волокна, основное вещество хряща и т. п. Эти последние вещества, если не состоят сами из клеток, то все же являются их продуктами. Таким образом каждый многоклеточный организм может быть рассматриваем как колония клеток, но только колония, составленная из особей неоднородных.

Мы говорили, что между простейшими наблюдаются колоннальные организмы, но из клеток вполне сходных между собой. Примером такой колонии может служить шарообразная колония зеленых жгутиконосцев — *Volvox* (известны виды: *V. globator* Ehrenberg, *V. aureus* Ehrenberg и *V. tertius* Meyer; см. Janet, 1912), которая представляет колонию в виде наполненного жидким студнем шара (рис. 106) с отдельными особями, представляющими типичных жгутиконосцев, окруженных каждый студенистым чехлом. Каждая особь, число которых может достигать до 22.000, имеет ядро, сократимую вакуолу, скопление хлорофилла (хроматофор), красное пигментное пятно (ср. евглену, стр. 29) и два жгута. Движением жгутов обуславливается вращательное движение всей колонии. Отметим, что отдельные особи колонии вовсе не являются изолированными, а соединяются между собой посредством протоплазматических перемычек, пронизывающих студенистые оболочки рядом лежащих особей. А. Мейер (1896) вполне основа-

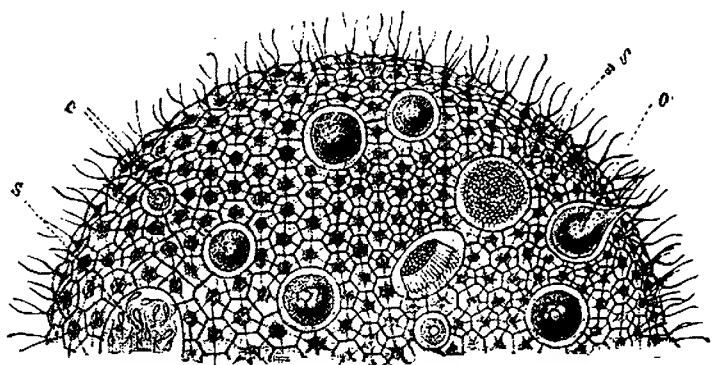


Рис. 106. Часть колонии *Volvox globator*. S — мужские, O — женские половые клетки; кругом каждой особи виден студенистый чехлик, ставший шестигранным в зависимости от сдавливания и пронизанный шестью плазматическими перемычками. Из Гатчека.

тельно сравнивает эти перемычки с перемычками, связывающими отдельные клетки в тканях высших животных и растений, иначе с цитодесмомами. В настоящее время все более и более накапливается фактов, говорящих о связи клеточных элементов одной и той же ткани между собой. Такие межклеточные мостики, между коими остаются межклеточные пространства, в которых находится лимфа, были найдены почти во всех эпителиях. Даже клетки нематоцист стоят в сообщении с соседними клетками. Такие же перемычки найдены и в других тканях. Вещество гиалинового хряща обыкновенно пронизано сетью плазматических перемычек, соединяющих между собой отдельные клетки (рис. 102). Такая же связь наблюдается между клетками соединительной ткани, костными, мышечными (гладкими, поперечно-полосатыми, сердечными) и клетками хорды, или спинной струны — опорного органа зародыша позвоночных, лежащего под зачатком спинного мозга (см. главу IV).

Наибольший интерес заслуживает вопрос о связи нервных клеток между собой. Прежде принимали, что клетки эти сливаются своими отростками,

но в последнее время господствовало воззрение Рамон-и-Кахаля, по которому нервные клетки лишь соприкасаются между собой. Это воззрение получило название теории контакта. Но, однако, в позднейшее время замечается опять возвращение к старому воззрению: накаплиются факты, говорящие в пользу возможности действительного соединения как между клетками невроглии, так и нервными (Догель, Апати, Бете и др.).

Подобные же перемычки существуют и у позвоночных между яйцом и окружающими его в яичнике клетками, называемыми фолликулярными (Flemming, 1899).

Наконец, отдельные клетки, на которые разделяются яйца, или иначе бластомеры, также находятся между собой в связи, что наблюдалось уже на яйцах нескольких форм: Эйсмонд (1890) наблюдал это явление у аксолота, Гаммар (Hammar, 1896, 1897) — на яйцах иглокожих, Клаач (Klaatsch, 1898) — на яйцах ланцетника.

Не нужно, однако, увлекаться этими данными, обобщать это явление и допускать связь всех клеток данного организма, как это делал Гейтсмап, а вслед за ним привнимали и другие. Несомненно, что организмы обладают совершенно изолированными свободными клетками, как кровяные и лимфатические. Затем, в большинстве случаев констатирована связь элементов одной и той же ткани, и сравнительно немного случаев связи между элементами различных тканей. Так у зародыша ланцетника, когда он уже состоит из экто- и энтодермы, по Клаачу, связь наблюдается как между клетками эктодермы, так и между клетками энтодермы, но не между теми и другими. Зато у зародышей двудышащих рыб (*Lepidosiren*) (Kerr, 1904) и акул (*Squalus*) (Neul, 1921) замечены перемычки между зачатками центральной нервной системы и зачатками мышц, образованные отростками нервных и опорных клеток последней, а в коже аксолота (Schuberg, 1903) замечены перемычки между соединительнотканными клетками и эпителиальными.

Таким образом, тело *Metazoa* действительно представляет колонию клеток, но некоторые клетки, подобно клеткам колонии *Volvox*, находятся между собой в связи. Было высказано предположение, что связь эта является, вероятно, остатком неполного разделения этих клеток, наблюдаемого в самые ранние периоды развития. Тело *Metazoa* произошло последовательным делением одной яйцевой клетки, по одной из клеток, составляющих потомство ее, удержали эту связь, другие — утратили. Обыкновенно, связь удерживается между сходными элементами одной и той же ткани. Но является ли связь элементов у взрослого животного действительно остатком первичной связи, существующей между клетками зародыша, или устанавливается впоследствии и, следовательно, является вторичной — это еще не совсем ясно (Hammar, 1900). Повидимому, в одних случаях связь эта первичная, а в других — вторичная.

Так, у головоастиков амфибий перемычки между кожным эпителием и лежащим под ним слоем соединительной ткани устанавливаются лишь с появлением этого слоя, и число перемычек с возрастом увеличивается (Schuberg, 1907). Точно так же связь между бластомерами разделившегося яйца или клетками зародыша далеко не всегда бывает первичной. Бобретский давно (1877) наблюдал, что бластомеры яйца моллюска *Nassa* после разделения снова временно сливаются, чтобы опять разделиться потом. Некоторыми и связь между бластомерами куриного яйца рассматривается как вторичная (Andrews, 1907).

Наконец, в иных случаях связь в виде слияния клеток или образования синцития¹⁾ может быть вызвана искусственно: так, бластомеры яйца костистой рыбы *Stenolabrus*

¹⁾ Различают клеточные образования, являющиеся результатом разделения клеточного ядра без разделения клетки, или плазмодии, как мнелоциты (стр. 141), поперечно-полосатые мышечные волокна и другие многоядерные клетки, и образования, являющиеся результатом слияния клеток, или синцития, каковыми являются большинство тканей с раз-

сливаются в одну массу при недостатке кислорода (Loeb, 1895); клетки среднего слоя зародыша головоногих моллюсков сливаются при развитии в растворах солей (Schimke-witsch, 1900).

Конечно, все эти данные несколько не противоречат возможности удержания в других случаях связи первичного характера. Связь клеток организма имеет громадное физиологическое значение в смысле возможности передачи секретов, вырабатываемых одной клеткой, другим, притом независимо от деятельности кровеносной системы, кстати и отсутствующей у низших беспозвоночных¹⁾.

Студийка, напр., принимает, что межклеточная протоплазма, видоизменяясь в студень и фибриллярное вещество, принимая в себя клетки и сосуды, образует составную часть многих органов. Еще шире, хотя иначе, ставит вопрос Гейденгайн (Heidenhain, 1907). Оставаясь на почве фактов, мы все-таки должны принять, что межклеточное вещество представляет соединение различных по природе элементов. Если возьмем, напр., соединительную ткань, то с одной стороны оно образовано, вероятно, инертным студнем, представляющим, надо думать, выделение клеток, а с другой — действительно живыми цитодесмозами и фибриллами, но первые представляют лишь отростки клеток, а вторые, вероятно, тоже вышедшие из клеток, видоизмененные пластомеры. Конечно, это вещество лежит между клетками и потому оно межклеточное, но самое происхождение его настолько тесно связано все-таки с самими клетками, что едва ли его можно рассматривать как нечто от них независимое.

Мы не имеем, однако, никаких оснований принимать, что организм представляет колонию многих соподчиненных единиц, при чем клетки представляют единицы одного порядка, ткани следующего, а органы еще более высшего порядка. Воззрение это, развивавшееся Геккелем, Э. Перье и др., чисто умозрительное и не оправдывается фактами. Органы каждого многоклеточного животного, действительно, могут быть сгруппированы в системы, если под системой разуместь совокупность органов, связанных какой-нибудь общей функцией. Так, мы отличаем систему кожных покровов, мышечную, нервную, органов чувств, скелетную, пищеварительную, лимфатическую, кровеносную, дыхательную, выделительную, половую. Но даже у высших форм органы различных по функции систем могут быть так мало обособлены морфологически, что приходится описывать их вместе. Даже у позвоночных выделительная и половая системы описываются под общим именем мочеполовой. У гидры же, с морфологической точки зрения, в сущности ясно выражены две системы: кожная и пищеварительная, но физиологически — эктодерма представляет не только покровы, но и органы чувств, нервную систему, мышечную и половую. Энтодерма представляет не только пищеварительную систему, но и мышечную. Если опорная пластинка представляет собой первый намек на скелетную систему, то ни дыхательной, ни

Системы
органов.

витыми цитодесмозами. Те и другие Леонтович (1912) называет синцелиями и принимает, что тело животного составлено не из изолированных элементов, а главным образом из синцелиев. Отметим, что плазмодий слизистых грибов возникает слиянием отдельных зародышей, но потом число ядер чрезвычайно возрастает вследствие их деления. Таким образом провести границу между плазмодием и синцитием не всегда возможно.

¹⁾ Наличие хорошо развитых цитодесмозов, часто образующих внеклеточную протоплазматическую сеть, поставила вопрос о внеклеточном живом веществе (Nansen, 1899; Szilli, 1904; Studnička, 1903, 1907 и 1912; также Ливанов, 1914).

кровеносной, ни выделительной нет и следа. Дыхание и выделение совершается в каждой клетке тела, при чем первое, может быть, преимущественно свойственно эктодерме, а второе — энтодерме. У губок нет органов чувств и нервной системы (если оставить в стороне описанные Ленденфельдом (1885), но не находимые другими исследователями ганглиозные и чувствующие клетки), а у большинства из них нет и следов мышц.

Пищеварительная система также может отсутствовать у форм паразитических, как ленточные глисты, некоторые ракообразные вроде *Sacculina* (рис. 4) и др.

Одним словом, за исключением накожных покровов, почти все системы могут выпадать или не доразвиваться у того или другого представителя *Metazoa*. Даже половая система может отсутствовать у некоторых особей, если мы имеем дело с колонией.

Образование
колоний.

Подобно тому, как простейшие образуют колониальные формы в роде *Volvox*, так и многоклеточные животные образуют иногда подобные же колонии. Можно думать, что в образовании колоний многоклеточных животных играл большую роль сидячий образ жизни (Lang, 1888). Сам по себе сидячий образ жизни чрезвычайно выгоден для животного. Зрение большинства водных обитателей настолько плохо, что они могут различать, повидимому, лишь движущиеся предметы. Животное, переходя к неподвижному или сидячему образу, таким образом только через одно это делается незаметным для своих врагов. Но, перейдя к неподвижному образу жизни, животное теряет способность преследовать добычу, и поэтому почти все сидячие формы имеют хватательные органы в виде щупалец или особые мерцательные аппараты, которые, вызывая движением ресничек ток воды в определенном направлении, в то же время подгоняют добычу ко рту животного. Чем энергичнее будет ток воды, тем более обеспечено питание животного. Целая совокупность особей, входящих в состав колонии, естественно вызовет более сильный ток воды, чем особи одиночные, и тем самым главная жизненная задача — добывание пищи — уже будет значительно облегчена.

Колониальный образ жизни может повести к разделению труда между отдельными особями колонии: одни особи могут принять на себя функцию размножения, но утратить способность к самостоятельному питанию, другие, потеряв способность к развитию половых продуктов, могут сосредоточить энергию на добывании пищи. Так мы и видим в колонии гидроидов (рис. 84): одни особи похожи на гидру и служат для питания всей древовидной, по большей части, колонии; другие имеют форму медуз и развивают в себе половые продукты, при чем часто эти особи получают форму настоящих медуз (рис. 85), отрываются от колонии и могут тогда уже питаться самостоятельно.

Иногда разделение труда между отдельными особями колонии идет еще далее, и число различно устроенных родов особей больше. Такое явление, когда особи одного и того же вида представляются в двух и более различных, но строго определенных формах, носит название диморфизма и

полиморфизма. Однако, далеко не всегда можно решить вопрос, имеем ли мы дело с самостоятельным членом колонии или просто с органом отдельного индивидуума. Отдельные особи колонии иногда могут изводиться на степень незначительного придатка, похожего на щупальце, и утратить совершенно характер самостоятельного организма, а с другой стороны и отдельные части индивида могут обособиться настолько, что их легко можно принять за особь. С подобными примерами мы еще встретимся при дальнейшем изложении. Теперь же обратимся к вопросу, насколько самостоятельны отдельные части организма и не могут ли они, при известных условиях, существовать независимо от самого организма? Такое самостоятельное существование частей было бы, если не прямым, то косвенным доказательством приведенного выше взгляда, по которому многоклеточный организм является колонией отдельных особей, т.-е. клеток.

Наиболее подходящим условием для такого самостоятельного существования отдельных органов и частей является пересадка их на тело другого животного, или трансплантация, куда надо отнести и сращивание частей различных животных. Оба эти явления аналогичны пересадке частей растительных организмов от одного к другому, — пересадке, носящей у садоводов название прививки.

Отношение организма к пересаженной части, или трансплантату, может быть тройко. Около пересаженной части иногда образуется нагноение, и она удаляется вместе с гноем. В другом случае организм воспринимает пересаженную часть, часть эта срастается с тканями организма и даже будет жить некоторое время на его счет, представляя явление, сходное с паразитизмом, но потом она вытесняется все-таки разрастающимися тканями, или регенерирующими частями его. Наконец, пересаженная часть может срастаться с тканями своего нового хозяина и делается составной частью его организма, почему и возможно искусственное получение особей, происшедших соединением частей от двух или большего числа особей и могущих некоторое время существовать самостоятельно. Из дальнейшего будет видно, что успешность трансплантации зависит, кроме самой природы трансплантата, еще от двух главных факторов. Во-первых, от степени близости тех особей, между коими она совершается. Всего лучше трансплантация удается при пересадке той же самой особи, от которой взята трансплантируемая часть. Такие трансплантации называются аутопластическими.

Труднее удаются трансплантации от одной к другой особи, но того же вида, или трансплантации гомопластические. У высших животных при этом получает значение не только видовое родство, но и кровное. Еще труднее удаются трансплантации от особи одного вида к особи другого вида, или гетеропластические. При этом чем слабее видовое родство, тем труднее происходит сращивание. У птиц наблюдалось, что трансплантация бывает удачнее между видами, способными давать потомство при скрещивании (Schult, W., 1913; см. главу V). Во-вторых, успешность трансплантации зависит от возраста объектов, особенно того, от которого берется трансплантат.

Трансплантация.

Чем моложе особь, и чем менее сформирован пересаживаемый орган или ткань, тем успешнее происходит трансплантация.

Отметим еще одно замечательное явление, которое в сущности и делает возможным успешность трансплантации: срастаются друг с другом всегда тождественные ткани и органы. Хотя иногда удается вызвать сращение в ином положении одной части относительно другой, но такие сращения менее прочны, и все-таки всего удачнее процесс идет, если органы занимают соответствующее положение. Так, напр., можно вызвать сращение двух отрезков дождевого червя, при чем один отрезок можно повернуть на несколько градусов, т.-е. так, чтобы срединная спинная линия одного отрезка не совпадала с таковой другого. Если поворот не велик, например, на $10 - 30^\circ$, то это несколько не мешает сращению, и органы сами примут постепенно, вероятно, под влиянием таксических факторов, нормальное положение. Если же повернуть один отрезок на 90 или 180° , т.-е. так, чтобы срединная спинная линия одного соответствовала боковой или брюшной линии другого, то тогда сначала тоже происходит сращение, но нервная система одного отрезка не может срастись с таковой другого, так как у одного отрезка она будет, положим, на нижней стороне, а у другого — на верхней. Мало-по-малу задний отрезок червя начинает восстанавливать недостающий у него хвост, а передний — недостающую голову, как это делают многие животные. Оба отрезка в конце концов расходятся. Таковы интересные результаты опытов Йёста (Jöst, 1897). Если же сращивать головастиков амфибий головными концами и притом так, чтобы зачатки глаз одной особи срослись с таковыми другой, то сращение бывает настолько полным, что у двойника развивается с каждой стороны лишь по одному глазу, а не по два (Anastasi, 1913).

Наружная трансплантация. Поль Бэр (P. Bert, 1866) различал два рода прививок: наружные (greffes extérieures) и внутренние (greffes intérieures).

Есть указания у прежних авторов на то, что хвост молодого котенка, крыло чижики, человеческий зуб можно привить к гребню петуха, и это будто бы удавалось в опытах Купера, Баронни и Броун-Секара. Но эти опыты следовало бы подвергнуть проверке и посмотреть, насколько тесно происходит сращение столь разнородных тканей, принадлежащих столь отдаленным животным.

Легче всего, конечно, аутопластические прививки. Так, П. Бэр обнажал конец хвоста белой крысы от кожи и вводил его в отверстие под кожу спины, а потом, по прошествии 10 дней, перерезал хвост посередине. Этот новый хвост прирос к спине, стал увеличиваться в росте и даже обнаружил явственную чувствительность. В других опытах П. Бэр пересаживал отрезанные хвосты на других крыс, при чем сначала хвост лежал на холоду (не выше 12°C.) около семи дней или подвергался действию паров эфира, фенола, аммиака и т. п., и во всех этих случаях хвост сохранял живучесть и способность к пересадке на другие особи. Хвост черной крысы пересаживается легко в тело серой (пасюка), но не удавалась пересадка с лесной мыши на черную крысу, т.-е., если имеем дело с более отдаленными видами, то пересадка не удается.

С большей легкостью происходит наружная трансплантация кожных покровов, имеющая практическое значение в медицине при восстановлении кожи после ожогов, искусственном восстановлении носа и других частей. Опыты над пересадкой кусочков кожи у морских свинок (Loeb, 1897; Carton et Defflander, 1898; Llewellyn, 1913; Seelig, 1913) показали, что кусочек светлой не пигментированной кожи, пересаженный в темную пигментированную часть кожи, вытесняется регенерирующими соседними частями ее. Наоборот, кусочек темной кожи на светлом участке принимается хорошо, и его пигментные клетки, разрастаясь, могут переселяться в соседние непигментированные части.

Аналогичные результаты получены при пересадке кусочков белой кожи брюха на темноокрашенную спинную сторону у рыб, напр., у гольца (*Nemacheilus barbatula*). Кусочек постепенно темнеет, вследствие внедрения пигмента с краев, но, если пересадка была сделана от зрячей особи к ослепленной, или наоборот, то процесс этот, особенно в первом случае, чрезвычайно замедляется и в конце концов трансплантат вытесняется (Sečerov, 1912).

Неоднократно с успехом производилась пересадка роговицы глаза у человека. Точно также пересаживались участки стенки тела с одного червя на другого. Иногда трансплантат вытесняется, вследствие того, что ткани червя, к которому пересадили участок, восстанавливаются, а иногда прирастает. Если трансплантат принадлежал другому виду, то он сохраняет все свои видовые особенности и никакому изменению под влиянием тканей, его окружающих, не подвергается (Löst, 1897).

Одинаково сохраняет видовые особенности кожа при пересадке от одного вида к другому у головастиков амфибий (Weigl, 1913). Также легко и прочно происходит трансплантация хвоста и конечностей у головастиков амфибий (рис. 107). Эти эксперименты производились целым рядом исследователей (Born, 1895; Harrison, 1904; Braus, 1904 и 1905, и др.), при чем часть головастика одного вида, будучи пересажена к головастику другого вида, сохраняет свои видовые особенности.

При пересадке у головастиков амфибий наружных жабр, являющихся органом временным и исчезающим с превращением головастика во взрослую форму, возник интересный вопрос, будут ли при этом видоизменяться жабры и всякий другой орган одновременно со своим новым хозяином или с исконным обладателем. Результаты опытов не совсем согласны. Кусочки кожи при пересадке к головастику того же вида, но другого возраста или, напр., с быстро растущего аксолота на медленно растущую саламандру, развивается одновременно со своим первоначальным обладателем (Weigl, 1913).

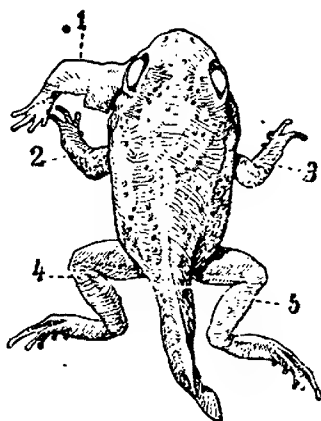


Рис. 107. Взрослая личинка жерлянки (*Bombinator*) с трансплантированной на голову передней конечностью (1); 2 и 3 — передняя, 4 и 5 — задняя пара конечностей. Из Коршеля по Браусу.

Трансплантированные глаза головастика саламандры изменяют с возрастом свой желтый цвет на черный тоже одновременно с первоначальным обладателем, но если разница в возрасте между последним и новым хозяином была невелика, то последний оказывает некоторое ускоряющее или замедляющее влияние на этот процесс (Uhlenhuth, 1912).

Наконец, трансплантированные жабры головастика саламандры теряют боковые ветви вообще, независимо от возраста обонх объектов операции, но главные стволы атрофируются одновременно с видоизменением жабр нового хозяина (Kornfeld, 1913). Таким образом, в зависимости от природы органа и условий опыта, результат не одинаков.

Млечная железа двухдневной морской свинки, пересаженная под кожу уха, развивалась и начинала выделять молоко с наступлением беременности (Ribbert, 1898). То же было потом повторено и на кроликах (Pfister, 1901).

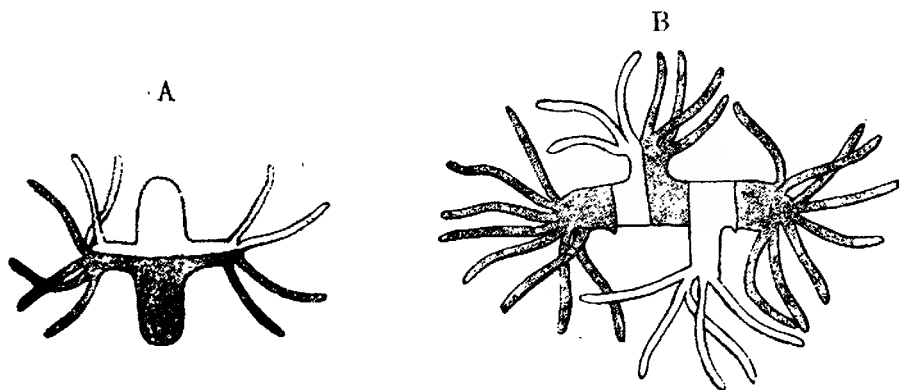


Рис. 108. А — две гидры, сращенные ротовыми концами и давшие с каждой стороны по венчику щупалец, принадлежащему двум различным особям; В — пять сращенных отрезков разных гидр, давшие 4 венчика щупалец, из которых один принадлежит двум соседним особям. Из Моргана по Кинг.

Сращивание
животных.

Провести границу между наружной трансплантацией и сращиванием одной особи из двух или более частей, естественно, нельзя: сущность процесса одна и та же, и разница заключается лишь в пропорциях между сращиваемыми частями.

Оставляя в стороне неособенно показательные опыты над сращиванием простейших, остановимся на наиболее изученных явлениях сращивания у многоклеточных. У гидры удавалось сращивание частей различных особей как ротовыми концами, так и противоположными, а равно и вдоль (Wetzel, 1895, 1896; Peebles, 1900; King, 1901 и др.). Удавалось срастить части 5 различных особей, при чем они образовывали 2 — 4 венчика щупалец, а потом могли дать столько же отдельных особей (рис. 108). Однако, сращивание двух особей вдоль в противоположном направлении (оральный конец одной сращивается с аборальным концом другой) не дает прочных соединений (Hefner, 1902).

Точно также были произведены опыты над сращиванием другого гидрондного полппа — *Tubularia* (Peebles, 1900) и медуз (Hargitt, 1900).

Г-жа Морган (1906) производила сращивание отрезков ресничных червей, или турбелларий, и получила довольно прочные соединения, а в тех случаях, когда нервные стволы двух отрезков между собой не срастались, то отрезки начинали регенерировать отрезанные части и в конце концов разъединялись. Если отрезки при этом были соединены передними концами, то вырастали две новых головы: одна с правой стороны такого двойника, другая — с левой, но замечательно при этом, что, судя по расположению пигмента, каждая голова была составлена из двух частей, из коих одна была образована одной особью, другая — другой. Удачные опыты сращивания были произведены Коршельтом (Korschelt, 1895 — 1898, 1906) и Йёстом (Jöst, 1895, 1907) над дождевыми червями, причем черви, составленные даже из трех частей, жили до $4\frac{1}{2}$ и даже до 10 лет.

Срастание у земляных червей легче происходит между особями одного и того же вида, хотя возможно срастить особей разных видов, но при этом каждая сросшаяся часть сохраняет все свои видовые признаки. Опыты с молодыми особями также успешнее, чем со старыми. Йёст вырезал середину и сращивал концы червя. При этом удалялись половые органы. Новых половых органов, однако, не образовывалось, хотя такие черви и жили до 13 месяцев.

Можно прирастить передний или задний конец одного червя под углом или перпендикулярно к телу другого и таким образом получить двухголового или двуххвостого червя (рис. 109). Хвостовые отрезки при этом прирастают легче, чем головные. Возможно срастить двух червей, положенных один параллельно другому. У такого двойника являются общими полость тела и мускулатура, а прочие органы остаются независимыми и не срастаются.

Точно также сращивали у дождевых червей, иногда двух различных видов, два хвоста между собой, и они жили без пищи месяцами, или два головных конца, при чем такой червяк принимал пищу с двух концов, но, не имея заднего прохода, погибал от разрыва кишечника и т. д.

Если срастить двух червей, одного прикрепив головой к задней части другого, то или передняя особь отбрасывает свою заднюю часть, как это делают и нормальные черви с поврежденным хвостом, вследствие особой

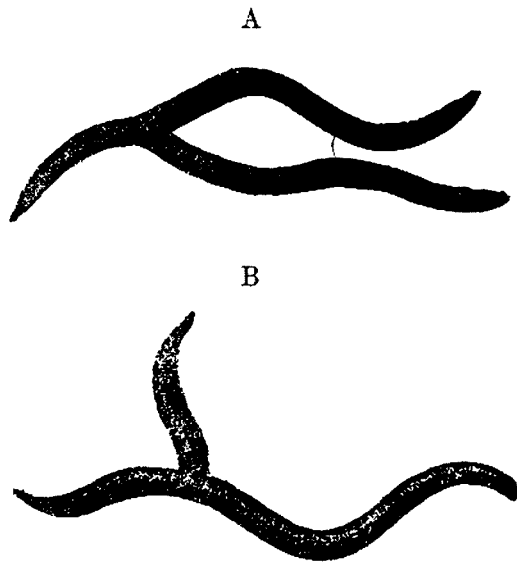


Рис. 109. А — двуххвостый, В — двухголовый земляной червь (*Lumbricus rubellus*), полученный искусственным сращиванием; кишечник главной особи, на которую пересажен хвост, не поврежден. По Йёсту.

способности, или автотомии (см. главу VIII), или же происходит разрыв двойника, вследствие задержки пищи в пищевode второй особи. Удавалось сращивать червей в кольца, составленные из одной или из двух особей, и при этом происходило срастание нервной системы. Если сшивались два хвоста, то они срастались, но между ними вырастали две головы или иногда одна голова, при чем довольно трудно было определить, которой особи она принадлежит.

Крамptonу (Crampton, 1897 и 1899) удалось срастить в различных направлениях части куколок различных видов бабочек и удалось вывести из одной такой искусственно составленной куколки взрослую форму, у которой передняя часть тела принадлежала одному виду и сохраняла характерную для него окраску, другая — другому, хотя, говоря вообще, в опытах Крамптона внутренние органы не срастались, а срастание ограничилось лишь кожными покровами.

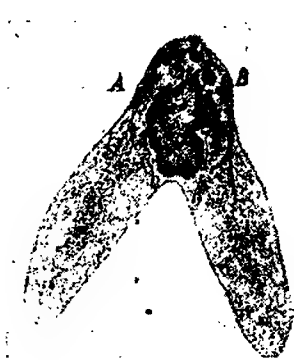


Рис. 110. Два сросшихся брюшными сторонами головастика лягушки (*Rana esculenta*). По Борну.

Менее обстоятельные опыты сращивания и пересадки органов производились и над другими беспозвоночными, как-то: над асцидиями из оболочников (Giard, 1896), морскими звездами и лилиями (Przibram, 1907), при чем в последнем случае, т.-е. у морских лилий, также наблюдается при трансплантации между различно окрашенными особями, что пересаженные части сохраняют свою индивидуальную окраску.

Борн (Born, 1897) сращивал части головастика амфибий не только соседних видов, а иногда даже совершенно различных родов и отрядов, например: жерлянки и лягушки, лягушки и тритона, а именно два задних конца, два передних, так что получались особи, составленные из двух хвостовых половин, и особи — из двух головных половин; срастался передний конец одной особи с задним другой, срастались два головастика своими брюшными сторонами (рис. 110) и т. п. Говоря вообще, чем ближе родство сращиваемых форм, тем двойник долговечнее. При этом многие органы, напр., кожа, нервная система, органы чувств срастались очень легко, а другие, напр., так-наз. спинная струна, или главный опорный орган скелета головастика, — срастались с большим трудом. Вообще, легче всего срастались органы, еще не окончательно сформированные и состоящие из индифферентных клеток, тогда как хорда у головастика является более или менее законченным и уже вполне сформированным органом, предназначенным для атрофии с возрастом. Срастался кишечник двух особей, срастались оба сердца в одно, получающее кровь из задней части обих головастиков. При этом срастание могло происходить в весьма разнообразных направлениях, и предпочтения одного направления другому нельзя было заметить. Срастания разнородных тканей не происходило.

Наконец, Гаррисону (Harrison, 1898) удалось срастить переднюю и заднюю половины головастиков различных видов лягушки (рис. 111) и полу-

чить из такого головастика вполне нормальную лягушку, у которой передняя часть принадлежала одному виду, а задняя другому.

Если у амфибий видовое родство, при сращивании головастика, не играет столь важной роли, то при сращивании у млекопитающих, наоборот, имеет громадное значение не только видовое родство, но и близость по крови. Зауэрбрух и Гейде (Sauerbruch и Heyde, 1908) сращивали двух кроликов, при чем срастались стенки тела, а ровно соединяли передний отрезок кишечника одной особи с задним отрезком другой и наоборот. Опыт был удачен, если особи были одного возраста и пола, а еще легче срастаются особи одного помета. У белых и серых мышей были получены удачные сращения и особей разных полов и пометов (Mogruigo, 1909).

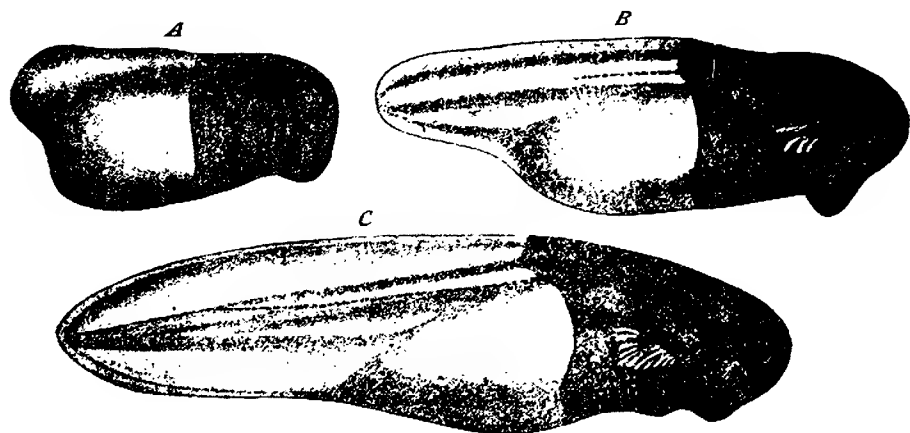


Рис. 111. Развитие личинки, полученной сращиванием зародышей двух разных видов лягушки: А — передний конец *Rana sylvatica*, задний — *Rana palustris*. По Гаррисону.

Наибольшее практическое значение и потому наибольшую практику имеют за собой переливание крови и пересадка костей и хрящей, в частности суставов, а также надхрящницы и надкостницы, как источников их образования.

Так, в случае удаления кости при операции, возможно вставить вместо недостающей части кость другой особи. Срастание при этом иногда бывает настолько полно, что, если мы в гаверсовы каналы (стр. 140) кости оперированного животного введем какую-нибудь окрашенную жидкость, то потом, по вскрытии, заметим, что жидкость проникла и в каналы вставного участка кости. Было обнаружено применением рентгеновских лучей, что малая берцовая кость, пересаженная ребенку от яванской обезьяны, действительно, привилась (Küthner, 1913).

Однако, в других случаях, несмотря на такое срастание, вставная кость играет роль лишь механической опоры или в конце концов разрушается и замещается новой костной тканью, образующейся насчет надкостницы. Пересаженная кость при этом служит только проводником для новообразующейся ткани, и некоторые даже утверждают, что эта новая

Внутренняя
транспланта
ция.

костная ткань может образоваться и из надкостницы старой кости, а не пересаженной. Действительно, хирурги вместо живой кости могут с успехом применить для вставок мертвую кость или даже просто какое-нибудь пористое тело, и результат будет тот же (Barth, 1895; Abreshanow, 1900; Mayer u. Wehner, 1914 и др.).

Точно также опыты Попфика и Ландуа над переливанием крови показали, что только переливание крови животному от другого животного того же вида или стоящего очень близко оказывает благотворное действие, при переливании же крови от более отдаленной формы она переносится животным, но нужно известное время для усвоения ее. Чем дальше стоят друг от друга оперируемые животные, тем вреднее действие переливания, а иногда оно приводит к смерти.

Опыты эти были потом в иной форме повторены Фриденталем (Friedenthal, 1900). Он показал, что можно взаимно, напр., переливать кровь мыши и крысы; зайца, белки и кролика; кошки и оцелота; осла и лошади; антропоморфной обезьяны и человека. Но уже нельзя делать переливку крови между человеком и прочими обезьянами. Обыкновенно, кровяные тельца, попавшие в кровь животного, далеко стоящего от него в генетическом отношении, убиваются и разрушаются в его крови. Так сыворотка лошадиной крови растворяет кровяные тельца кролика, морской свинки, телянка, овцы и человека.

Опыты над внутренней пересадкой органов были опять-таки произведены П. Баром (1866), который обнажал от кожи крысинный хвост, вводил его под кожу крысы же, и тогда мускулы и нервы хвоста подвергались перерождению, а хрящевая и соединительная ткань росла, так что кусочек хвоста выросал спустя несколько месяцев вдвое, втрое. Однако, если крысинный хвост переносился на особь другого вида и иногда другого отряда, например, на белку, кролика, собаку, кошку, то организм относился к нему, как к постороннему телу: ткани хвоста всасывались или же образовывалось нагноение, как около занозы, и хвост удалялся с гноем. Хвост черной крысы пересаживается легко в тело близкой к ней серой (пасюка), но не удавалась пересадка с лесной мыши на черную крысу.

Однако, как ни убедительны все эти опыты на первый взгляд, позднейшие исследования Рибберта (Ribbert, 1898) и Любарша (Lubarsch, 1898) и Салтыкова (1900) представляют дело в несколько ином свете. Эти исследователи приходят к тому, что пересадка таких сложных отрезков (у высших животных, по крайней мере) под кожу не удастся.

Салтыков пересаживал кусочки хвоста под кожу, и оказалось, что ткани хвоста после пересадки начинают отмирать, но все-таки некоторая часть тканей остается живой и начинает расти и восстанавливаться, т.е. регенерировать. В конце-концов, однако, пересаженный отрезок гибнет. Если выдерживать некоторые отрезки, прежде чем их пересадить, то регенеративная способность их уменьшается. Гиалиновый хрящ теряет способность регенерировать через 7 дней, а некоторые ткани сохраняют ее после 14. Особенно молодые хрящи обладают по сравнению со старыми

гораздо большей способностью к регенерации. При пересадке отрезков хвоста одного вида под кожу другого, случаи регенерации весьма редки.

В опытах Рибберта замечена была одна интересная особенность, а именно, что пересаженные ткани нередко теряют свои специфические свойства и приобретают более первичные эмбриональные черты, т.е. омолаживаются. Так, клетки соединительной ткани из звездчатых становятся овальными; мышечные волокна теряют свою полосатость, и их ядра начинают делиться; специализированный железистый эпителий, напр., слюнных и слюнных желез, принимают форму более простого плоского или кубического эпителия.

Вообще пересадка целых органов, особенно молодых или зародышевых, удается лучше, чем пересадка отрезков и тканей. Железы с выводящими протоками, напр., семенники и др. атрофируются и гибнут, но железы без выводящих протоков, как яичники, щитовидная железа, иногда прививаются хорошо.

В настоящее время мы имеем целый ряд случаев удачной пересадки яичников у различных беспозвоночных (дождевых червей, бабочек и др.) и позвоночных (амфибий, птиц и млекопитающих), при чем пересадка иногда производилась от особи другого вида, и удавалось получать потомство, но с этими данными мы познакомимся при изучении явлений наследственности (см. главу IX). Одинаково удавалась пересадка яичника самцам того же вида, а последнее время получены путем пересадки яичников и семенников некастрированным животным и искусственные гермафродиты.

Женщинам, страдающим отсутствием менструации вследствие удаления или болезни яичников, хирурги иногда пересаживают кусочек яичника на стенку матки или даже под кожу, и менструации начинаются. Женщине, у которой оперативным путем были удалены яичник и яйцеводы, был пересажен в слепой отрезок правого яйцевода кусочек чужого яичника, и она забеременела и дала трехмесячного выкидыша, развившегося таким образом из яйца чужого яичника (Morgis, 1895).

С усовершенствованием оперативной техники Каррелем появилась возможность трансплантации таких органов, о которых прежде и не думали. Так, участок артерии может быть заменен участком вены, взятым у того же животного или у другого животного, но того же вида, или даже у животного другого вида или рода, напр., от собаки к кошке, при чем стенки вставного участка вены, если они функционируют более или менее долго, приобретают характер, свойственный стенкам артерий. На собаках и кошках удается пересадка почек той же самой особи или другой.

Большой интерес представляет пересадка зародышевых органов. Фере (Féré, 1897) пересаживал части куриного зародыша, напр., глаз, под кожу цыпленка, и они некоторое время развивались далее. Фишер (Fischer, 1901) пересадил ногу куриного зародыша в гребень петуха, и она некоторое время увеличивалась в размерах, т.е. росла. Подобные опыты были произведены над различными животными и другими исследователями, но в конце концов пересаженные части дегенерировали. Пересаженные в печень взрослого

животного участки расщепленной эмбриональной ткани продолжали некоторое время развиваться, при чем клетки давали ту или другую ткань (хрящевую, эпителиальную, соединительную), смотря по их природе. Точно также Льюис (Lewis, 1907) пересадил кусочек развивающегося яйца лягушки (*Rana palustris*) под кожу взрослой особи, и этот участок начал развивать те органы, которые он должен был развить в яйце, а именно мышцы, участок спинного мозга, участок хорды, или спинной струны.

Тот же исследователь (1907) пересаживал зачатки глаз (т. наз. глазные пузырьки) с ближайшим участком мозга зародыша лягушки в другую часть тела зародыша или в тело другого зародыша, и зачатки давали нормальные глаза, при чем вместо отрезанного зачатка у зародыша тоже восстанавливался новый. Затем, г-жа Кронгольд (Krongold, 1914) переносила под кожу крысы взятых из матки развивающихся целых зародышей, а также их части. В последнем случае развивались некоторые органы: кожа с волосами и саловыми железами, слезные железы и др., и эти части жили около года.

Наконец, Белоголовый (1915) вводил развивающиеся яйца амфибий и головастиков в брюшную полость животного того же или другого вида (яйца лягушки в чесночнице и наоборот) или даже другого класса (в тело карася). При известных условиях отдельные части зародыша и даже отдельные клетки получали известную долю самостоятельности и обнаруживали иногда черты, не свойственные им при нормальных условиях развития, а равно разъединенные клетки обнаруживали стремление слагаться в новые комбинации и образовывать при этом органы (напр., хорду) вне зародыша. Из разъединенных клеток куриного зародыша удавалось получить культуру соединительной ткани вне организма и Каррелю при его опытах, о которых будем говорить ниже. Нечто подобное, а именно соединение (вероятно, под влиянием цитотаксиса) искусственно разъединенных клеток для образования новой маленькой особи, мы еще увидим при изучении регенерации у губок (см. главу VIII).

Эксплантация.

Наконец, при известных условиях части животного могут жить в морской воде, в крови или лимфе того же животного или даже в искусственно приготовленных нейтральных смесях (жидкость Локка, Рингера-Локка и др.) ¹⁾. Удаление и культивирование частей организма вне его самого получило название эксплантации. У морских животных некоторые части тела могут жить довольно долго в морской воде.

Так, вырезанные кусочки кожи голотурий иногда свертываются в трубочку, ползают и живут месяцами (Monticelli, 1896). Точно также отрезанные лучи морских звезд живут по 2—3 недели (King, 1900). У меня неделями жили, будучи отрезанными, длинные, служащие для дыхания усики высших червей (сем. Terebellidae). У Сент-Илера эти органы жили 19—20 и более дней (Saint-Hilaire, 1909). Отрезанный хобот червя *Bonellia*

¹⁾ Жидкости эти по составу близки к кровяной сыворотке с прибавлением для целей питания виноградного сахара и насыщаются кислородом.

живет 32 дня (Bledowski, 1913). Довольно долго жили части полипов (актиний), червей (*Balanoglossus*, *Phoronis*) и моллюсков (*Janus*) в опытах Шульца (E. Schultz, 1912).

Давно уже производились опыты над вырезанным сердцем позвоночных животных, но наибольшая живучесть сердца достигнута с введением новых нейтральных жидкостей. У человека после обезглавливания сердце бьется 25 минут, а через 1 час 40 минут его можно еще оживить массажем. Кулябко (1902) удалось оживить человеческое сердце через 18 часов и даже через 30 часов после смерти, сердце же умерших и убитых теплокровных животных — через 4—5 дней. Андреев оживлял сердце у собаки, захлороформированной до смерти, а также у собак, погибших от паралича сердца (при удушении, отравлении дифтеритным ядом и т. п.), путем пропускания Рингер-Локковской жидкости (без сахара, но с адреналином).

Вообще сердце человека вне организма сохраняет способность сокращаться 20 часов, сердце обезьян 54 часа, кролика 5 суток. Последнее сокращается даже после 18 часов пребывания на льду (см. Legendre, 1911). Вырезанное сердце лягушки билось в течение 33 дней (Athanasiu et Grandinesco, 1912). Производились неоднократно наблюдения над биением вырезанного сердца зародыша цыпленка, сокращающегося при благоприятных условиях до 8 дней (Burrows, 1912), а в опыте Карреля кусочки сердца зародыша цыпленка, при условии неоднократного перенесения в новую среду (кровяную жидкость), сокращались до 104 дня жизни в этих условиях (Carrel, 1913).

Каррель и его последователи (Burrows и др.) в целом ряде работ, благодаря усовершенствованию технической стороны дела, показали, что ткани и органы гораздо живучее, чем предполагали. Каррель экспериментировал над весьма разнообразными тканями и органами и получал удивительные результаты при условии смены среды, т. е. удаления накапливающихся продуктов выделения. В некоторых случаях кусочки тканей, напр., соединительной, жили по 11, по 28 месяцев (Carrel, 1913; также Максимов, 1916). Самым замечательным в этом отношении является эксплантация у кошки или кролика органов брюшной и грудной полости и поддержание в них жизни при наполнении сосудов кровью другого животного, в жидкости Рингера в течение 11—13 часов. Этот опыт был повторен другими (Pozzi, 1912). Сердце при этом билось, и переваривание пищи шло своим порядком. Даже изолированная голова рыбы (Kuliabko, 1908) и зародыша млекопитающих (Winterstein, 1911) сохраняет некоторое время жизнедеятельность при условии поддержки в ней кровообращения. Кравков (по еще не опубликованным данным), экспериментируя с Рингер-Локковской жидкостью над отрезанными пальцами людей, ушами кроликов и др., вызывал работу симпатической нервной системы, выражавшуюся в сжатии и расширении сосудов, потение, рост ногтей и волос и т. п. и притом на объектах, выдержанных в парах хлороформа, или покрытых парафином, или подвергнутых высушиванию в течение двух недель, месяца и даже шести месяцев.

Относительно гистологических явлений, происходящих при эксплантации, существует разногласие.

Каррель и другие полагают, что в данном случае мы имеем настоящую культуру тканей: клетки некоторых тканей размножаются делением (частью каркинетическим, частью прямым), образуются новые железистые трубочки, хотя не совсем сходные с нормальными, но при дальнейшем культивировании являются особые веретеновидные, амёбообразно двигающиеся клетки, которые оставляют кусочек ткани или органа, т. е. эксплантат, и располагаются, может быть, подчиняясь гомеотаксической реакции по отношению к образующимся свертыванием крови волокнам фибрина, как думает Гаррисон. Ткань сердечных клапанов рептилий и млекопитающих, при содержании в кровяной сыворотке, сначала подвергается дегенерации, а потом начинается образование новой ткани. Из распавшихся старых ядер образуются новые мелкие, а в плазме образуются вновь эластические волокна, ядра же, одеваясь плазмой, могут принимать характер эпителиальных клеток (Rhoda Erdmann, 1921). Такие тканевые клетки, которые вообще не размножаются в организме, как нервные, поперечно-полосатые мускульные клетки, не делаются обыкновенно и в искусственных условиях, но иногда начинают делиться и такие клетки, которые в организме взрослого обыкновенно не размножаются: мюллеровы клетки сетчатки глаза, клетки шванновской оболочки нервных волокон, при чем клеточные элементы могут округляться и делаться похожими на зародышевые, что указывает на явления омолаживания (Champy, 1912 и 1913). Ускоренное размножение как с каркинетическим делением ядра, так и с прямым наблюдалось в эпителиальных клетках при культуре кусочков кожи лягушки вне организма. Кусочки живут до 40 дней, и притом делаются клетки не только глубоких слоев эпителия, как это имеет место в организме, но и клетки средних слоев, чего в организме не наблюдается (Uhlenhuth, 1916). Другие исследователи, как Жолли (Jolly, 1908), которому удалось культивировать белые кровяные клетки триптона вне организма более, чем в течение 10 месяцев, видят в этих явлениях лишь простое переживание тканей. Но едва ли всегда можно провести точную границу между понятиями: «культура» и «переживание». К одним тканям более подходит один термин, к другим (не размножающимся) — другой.

Гаррисону (Harrison, 1907) удалось получить вне организма образование первичными зародышевыми клетками первых волокон и таким образом экспериментально решить спорный вопрос о происхождении последних, а Каррелю удалось из сердца зародыша цыпленка получить культуру соединительной ткани, видеть появление белыми кровяными клетками лимфатической железы и костного мозга морской свинки красных клеток козы и т. п. явления. Шампи (Champy, 1920) получил культуру семенников млекопитающих, а Гольдшмидт (1917) на эксплантированных семенниках бабочек (в лимфе или в Рингер-Локковской жидкости) наблюдал в течение трех недель развитие живчиков, а кровяные клетки жили шесть месяцев. Для развития живчиков необходимо сохранение облегающих в организме половых клетки и определяющих условия диффузии оболочек. Наконец Браше (Brachet, 1912) удалось наблюдать культуру вне организма 6—7-дневного развивающегося яйца кролика, а именно в кровяной жидкости того же животного, в течение 48 часов. Прекрасно культивируются клетки рака, саркомы и т. п. опухолей в лимфе, взятой от страдающих ими особей, но в лимфе здоровых — чаще гибнут. Замечательно, что рост соединительной ткани в кровяной жидкости 5—6-месячной курицы идет быстрее, чем в таковой 5—6-летней курицы. Некоторые экстракты (напр., куриных зародышей, селезенки взрослой курицы и саркомы) действуют на рост этой ткани ускоряюще (Carrel, 1913).

Во всяком случае, все эти явления доказывают с чрезвычайной наглядностью, что каждая клетка животного организма обладает своей собственной вполне самостоятельной жизнью, и если дать клетке более или менее подходящие условия, то она продолжает жить вне организма.

Еще раз подтверждается основное положение современной биологии, что организм есть колония клеток, и оказывается, что его части могут продолжать существование, когда сам организм уже давно перестал существовать, как целое.

Если Metazoa есть колония отдельных клеток, равнозначных особям Protozoa, то спрашивается, как совершился этот переход от Proto-к Metazoa?

Гипотезы, объясняющие переход от Proto-к Metazoa.

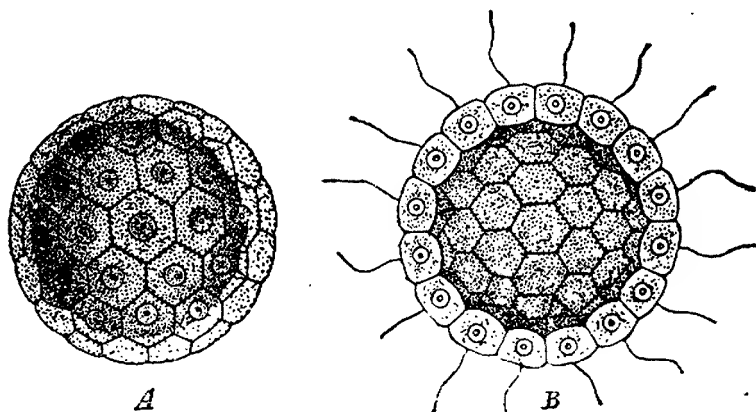


Рис. 112. Бластосфера с поверхности (А) и в оптическом разрезе (В). Схема по Геккелю.

На этот счет был высказан целый ряд гипотез, но, оставляя в стороне теорию плакулы Бюкли (1884) и генито-гастрюлярную гипотезу Гётте

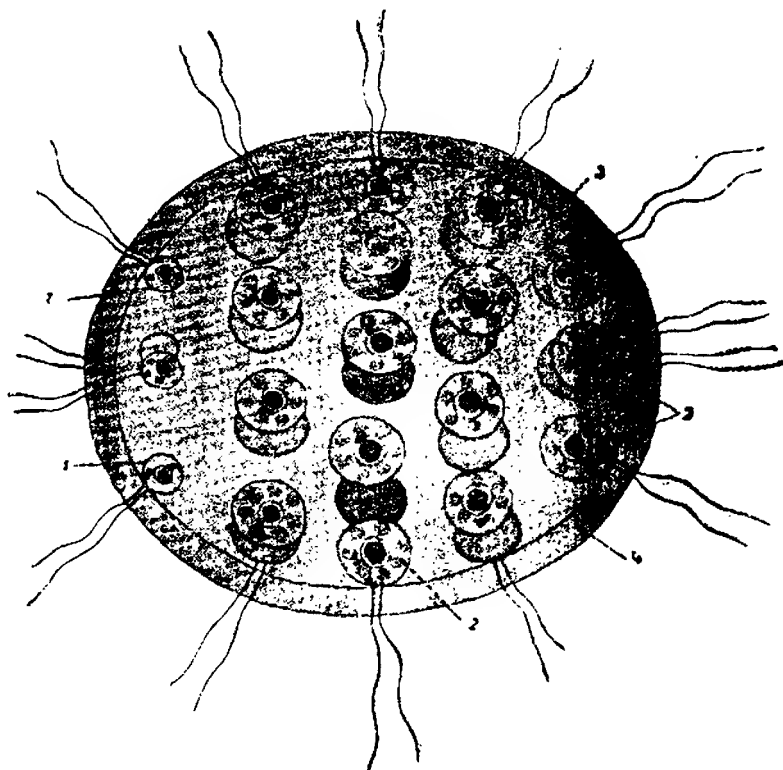


Рис. 113. *Pleodorina illinoisensis*. Состоит из 32 клеток, расположенных в пять рядов: два полярных (по 4 клетки) и три средних (по 8 клеток). 1 — четыре клетки, не участвующие в размножении, или соматические; 2 — клетки, участвующие в размножении; 3 — студенистый чехол, облегающий колонию. По Корфанду.

и Заленского, мы остановимся на двух — гипотезе Геккеля (Haeckel, 1874, 1877) и гипотезе Мечникова (1874, 1886, 1892). Яйца большинства жи-

вотных, пройдя несколько стадий последовательного деления на 2, 4, 16, 32 и т. д. частей, или сегментации, приходят к стадии полого шара, называемой бластулой (blastula), или бластосферой (рис. 112), и содержащей внутри полость, называемую бластоцелем, или сегментационной. В этой форме яйцо весьма напоминает сферическую колонию жгутиконосцев, как *Volvax*, *Pleodorina* (рис. 113) и др., тем более, что часто клетки бластосферы снабжены жгутами или ресничками, и такая стадия может вращаться в яйцевых оболочках или даже двигаться свободно в воде, подобно колонии этих жгутиконосцев. Но отметим, однако, и отличие. Колония *Volvax* или *Pleodorina* точно так же развивается последовательным делением одной

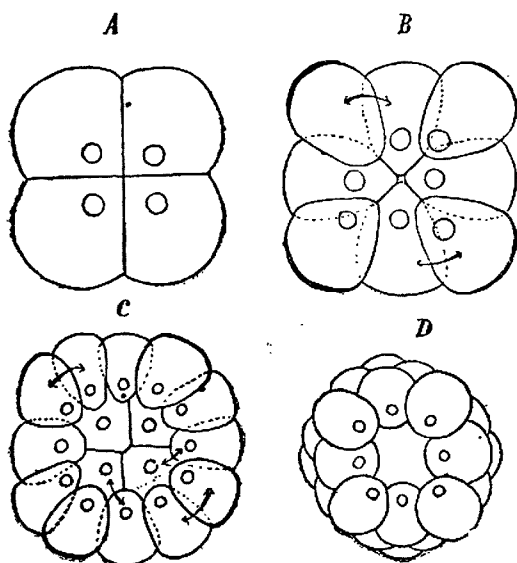


Рис. 114. Четыре стадии развития *Pleodorina illinoisensis*, видимые со стороны замыкающего отверстия. А—4-клеточная стадия; В—8-клеточная; С—16-клеточная; D—32-клеточная. По Кофенду.

клетки, но происшедшие через деление клетки сначала образуют пластинку, напоминающую в этой стадии пластинчатые колонии жгутиконосцев, как *Gonium* и др., а потом края пластинки заворачиваются и она превращается в чашечку, а затем в полый шар с небольшим отверстием и, наконец, в замкнутый шар (рис. 114).

Иначе дело идет в яйце: там, при последовательном делении, клетки расходятся своими внутренними концами, и через это расхождение между ними возникает сегментационная полость¹⁾.

У описанной Геккелем шарообразной колонии жгутиконосцев под именем *Magosphaera planula* процесс образования самой колонии сходен с тем, что

мы видим в развивающихся яйцах, но описание Геккеля нуждается в подтверждении²⁾.

Во всяком случае, если принимать, что развитие отдельной особи, т.-е. развитие онтогенетическое, до известной степени повторяет тот путь, по которому шло развитие данного вида в течение веков, т.-е. развитие филогенетическое, то мы можем допустить, что отдаленным предком *Metazoa* была сферическая колония простейших. Вопрос сводится к тому, как эта колония перешла в стадию двуслойного мешка. Геккель, опираясь опять-таки на данные эмбриологии, утверждает, что одна половина полого шара

¹⁾ Впрочем надо отметить, что сегментационная полость в начале, при делении яйца, первоначально тоже бывает открыта на обоих полюсах яйца, тогда как у жгутиконосцев центральная полость в стадии чашечки открыта лишь на одном полюсе.

²⁾ Другой вид (*M. maggii*) описан Рагона.

вдавилась в другую, и таким образом образовалась первичнокишечная, или гастральная, полость, соответствующая таковой гидры и др. Края впячивания сузились до степени небольшого отверстия, соответствующего ротовому отверстию гидры. У зародыша оно носит название бластопора, хотя точнее его было бы называть гастропором, ибо оно ведет не в бластоцель, а в га-

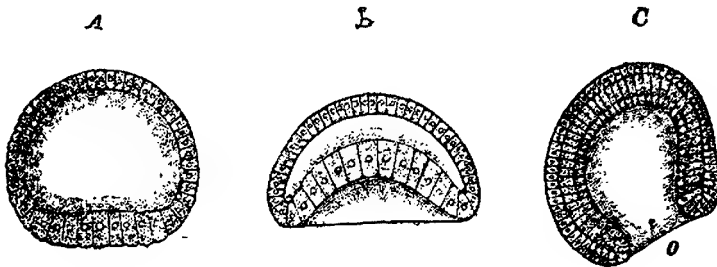


Рис. 115. А — бластосфера, В и С — молодая и более взрослая гастролы ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*); о — бластопор. По Гатчеку.

стральную полость, или гастрощель. В природе не существует, повидимому, такой переходной стадии, представленной во всей ее чистоте в виде взрослого животного. Но в истории развития эта стадия проявляется у большинства Metazoa с большим постоянством (рис. 115).

Геккель назвал ее gastrula и гипотетический организм, ее олицетворявший и давший начало всем Metazoa, — Gastraea, а самый процесс вворачивания части бластосферы для образования внутреннего пласта, или энтодермы, получил название гастрюляции¹⁾.

Мечников, изучая низших Metazoa, обратил внимание на то, что у них внутренний пласт образуется не путем вворачивания, а просто внедрением отдельных клеток бластосферы внутрь (рис. 116), где они и образуют сначала плотный зачаток внутреннего пласта. Лишь впоследствии в этой плотной массе появляется гастральная полость (рис. 117, А и В), вероятно, вследствие того, что центральные клетки при увеличении размеров личинки расходятся между собой, или, находясь в худших условиях, чем периферические, погибают, или, может быть, даже в иных случаях поедаются наружными. Затем уже прорывается бластопор. Этот процесс образования внутреннего пласта, как более сложный и длинный, Мечников считает за более первичный, а Геккелевский способ за сокраще-

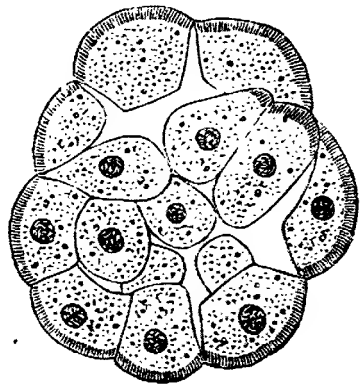


Рис. 116. Стадия развития яйца медузы *Aeginopsis mediterranea* в оптическом разрезе. Видны со всех сторон протискивающиеся с поверхности и сегментационную полость клетки; внутри сегментационной полости есть уже несколько энтодермических клеток. По Мечникову.

¹⁾ Впоследствии этому термину было придано значение образования энтодермы вообще, хотя бы оно шло иным путем.

ние и упрощение этого более сложного. Стадию с плотным зачатком внутреннего пласта он назвал *parenchymula*, а гипотетический организм, ее олицетворявший, — *Parenchymella*. По своей внешней форме эта личинка, впрочем, была известна давно и называлась планулой (Dalyell, 1847).

Самый процесс внедрения отдельных клеток в бластоцель для образования энтодермы называется иммиграцией. Зачем, однако, могла совершаться подобная иммиграция в колониях простейших? У *Volvox* клетки уходят внутрь колонии для полового и бесполого размножения. Описана своеобразная пластинчатая колония простейших, состоящая из особей, снабженных каждая жгутом с плазматическим воротником кругом основания жгута, как клетки внутреннего пласта губок (стр. 177), и расположенных по периферии студенистой пластинки (*Protospongia haeckelii*). Некоторые

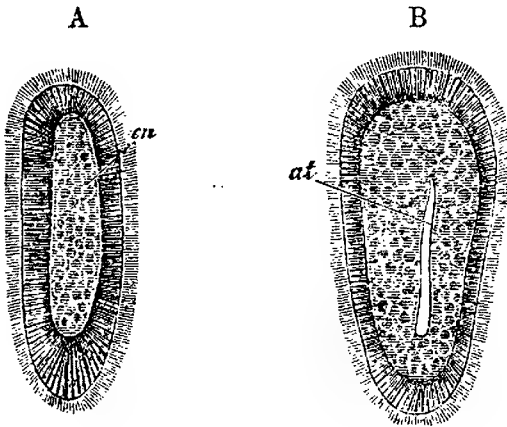


Рис. 117. Молодая (А) и более взрослая (В) личинки (паренхимула) гидродного полипа кампанулярии. en — энтодерма; at — гастральная полость, образующаяся в плотном зачатке энтодермы. По Ковалевскому из Бальфура.

особи этой колонии, т. е. воротничковые клетки, захвативши пищу, уходят в студень, где принимают амебoidную форму (рис. 118). Отсюда является предположение, что первоначально в сферической колонии клетки могли иммигрировать внутрь ее: во-первых, для размножения, во-вторых, для переваривания пищи.

Остается только допустить разделение труда между слоями колонии: периферический, или эктодерма, сохранил двигательную и чувствительную функции, а внутренний, или энтодерма, питательную и половую, и мы имеем дело уже с таким же дву-

слойным организмом, как и гастрала, но без гастральной, или архентерической полости и blastopora, а с плотным внутренним слоем, или энтодермой.

В пользу гипотезы Геккеля говорит чрезвычайная распространенность гастрюляции при развитии Metazoa, а в пользу гипотезы Мечникова то обстоятельство, что, действительно, у низших животных внутренний пласт обладает способностью к внутриклеточному пищеварению, а также и у высших форм отдельные элементы тканей, напр., лейкоциты, сохраняют способность к внутриклеточному пищеварению. Это обстоятельство показывает, что все ткани, как внутреннего, так и среднего пласта, произошли от элементов, имевших первоначальной задачей переваривание пищи внутри самих себя.

Однако, это уже соображение косвенное. Если иммиграция есть древнейший способ, который указывает нам на филогенетический процесс происхождения Metazoa, то гастрюляция, являясь вторичным процессом, в силу его чрезвычайной простоты и удобства для организма, могла сделаться преобладающей, вытеснить в большинстве случаев более сложную первичную

форму и упрочиться. Что каждый организм стремится к сокращению и упрощению развития — это вполне понятно, ибо в этот период жизни он является наиболее беззащитным, и наибольшая часть организмов гибнет, именно, во время развития.

Во всяком случае, окончательное решение вопроса зависит от того, будут-ли найдены такие переходные формы между Protozoa и Metazoa, которые дадут ключ к этому решению. До сих пор, как увидим сейчас, таких форм, не найдено.

Для переходных форм между Protozoa и Metazoa Ван-Бенеден предложил название Mesozoa, но вряд-ли формы, описываемые под этим общим наименованием представляют естественную группу. Многие из них произошли вследствие упрощения под влиянием паразитического образа жизни из более сложных форм, а другие, может быть, представляют личиночные стадии (см. Neresheimer, 1908).

К числу последних, вероятно, относятся, описанный Монтичелли (Monticelli, 1896) организм под именем *Pemmatodiscus*, представляющий типичную гастралу и живущий в ткани диска одной медузы (*Rhizostoma pulmo*), и описанный Коротневым (1888) *Gastrodes*, тоже гастралообразный организм, живущий в покровах салпи.

Наконец, иногда за Mesozoa описывались просто свободные органы животного, как, напр., так наз. ресничные урны, плавающие в полости тела звездчатых червей (*Sipunculus*, *Phyrosoma*) и описанные за паразитов этих животных.

Метальников (1899, 1900) полагал, что эти загадочные комплексы являются сложными многоклеточными фагоцитами. Кено (Cuénot, 1902) считает эти комплексы за аппараты не для фагоцитоза, а для агглютинирования, т.е., склеивания твердых частиц, попадающих в полость тела червя. Песчинки, цисты паразитов, кристаллы солей, выделяемых организмом и т. п. — все склеиваются таким образом в комочки, или желтые тела, находящиеся в полости тела этих червей. Зеленский (1907) доказал происхождение этих органов насчет энтеринальной выстилки полости тела и лежащего под ней слоя соединительной ткани.

Аналогичные органы, получившие название цилло-фагоцитарных, имеются у голотурий из иглокожих, но там они остаются в связи с выстилкой полости тела, на которой они развиваются.

Еще раньше Геккелем было описано несколько форм губок, которые по его мнению, представляются наиболее близкими к гипотетической *Gastraea* (стр. 161), но по другим наблюдениям некоторые из этих форм оказались колониями простейших. Однако, недавно была найдена около Бергена форма, названная *Prophysema haeckelii* (Leon, 1903). Эта губка будто бы имеет полость внутри, сообщающуюся с наружной средой единственным отверстием и в отличие от настоящих губок (см. главу IV), лишена совершенно пор. Полость выстлана воротничковыми клетками, составляющими энтодерму, а вся прочая

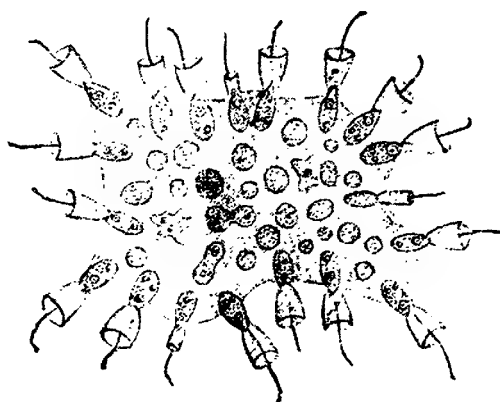


Рис. 118. *Protospongia haeckelii*, колонияльное простейшее. Жгутики отдельных особей окружены протоплазматическим воротничком, подобно клеткам внутреннего пласта губок. По Кенту из Ланта.

часть стенки тела состоит из слившихся между собою клеточек эктодермы. Эктодерма содержит в виде включений песчинки и иглы различных губок. Таким образом, *Prophyseta* могла-бы оказаться, если только эти наблюдения будут подтверждены, двуслойным организмом, близким к гастрее. Но губки сами по себе, как мы увидим, представляют организмы, сильно уклонившиеся по своей организации в сторону.

К простейшим должен быть отнесен червеобразный многоядерный организм *Siedleckia nematoides*, паразитирующий в кишечнике одного кольчатого червя (Caullery et Mesnil, 1898), и *Amoebophrya* (Hertwig, 1897, и др.), паразитирующая в морских простейших. Природа первого неясна, а вторая, вероятно, относится к сосущим инфузориям (*Suctorio*) (Körpen, 1894; Borgert, 1897).

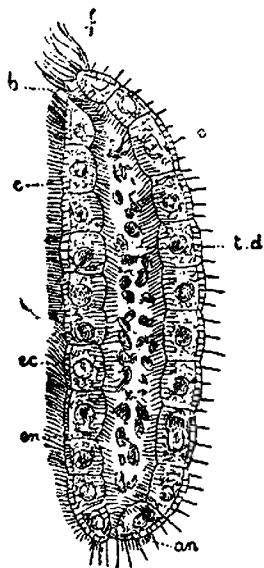


Рис. 119. *Salinella salve* в профиль. b — рот; an — задний проход; c, f, s — реснички; ec — ячеистая эктоплазма клеток; en — энтоплазма; td — кишечник с содержимым. По Френцелю из Делаж.

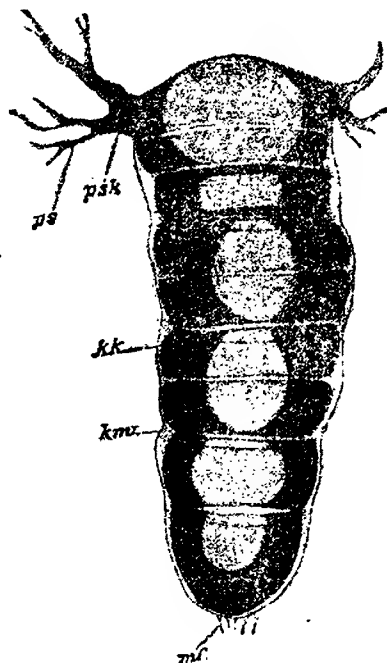


Рис. 120. *Neresheimeria catenata* в оптическом разрезе. ps — псевдоподии передних клеток; psk — их ядра; km — оболочка с отростками — mf; kk — ядра сегментов. По Нересгеймеру.

Френцель (Frenzel, 1892) наблюдал в Аргентине в сосудах с соленой грязью, следовательно, в ненормальных условиях, загадочный организм, названный им *Salinella salve*.

Salinella (рис. 119) представляет однослойный мешок, но с двумя отверстиями, окруженными более длинными, чем покрывающие все тело, ресничками; ротовым и заднепроходным. Можно отличить брюшную и спинную стороны: последняя имеет реснички более редкие. Стенка тела состоит из крупных кубических клеток, несущих мерцательные волоски как на наружной, так и на внутренней поверхности и состоящих каждая из наружного прозрачного слоя эктоплазмы и внутреннего зернистого — энтоплазмы.

Таким образом, *Salinella salve* представляет двусимметричную бластулу, но получившую ротовое и заднепроходное отверстие. Самое замечательное,

если точны данные Френцеля, — размножение этого организма: две особи сходятся, окружаются цистой, клетки их, как предполагает Френцель, вероятно, копулируют между собою по две, а потом каждая клетка, по выходе из цисты, дает одноклеточный организм, чрезвычайно похожий по форме на взрослую многоклеточную *Salinella*. Дальнейшее развитие неизвестно. На мой взгляд, таким-же бластулообразным организмом является описанная Нересгеймером (Neresheimer, 1904) *Lohmannella catenata*, живущая парази-

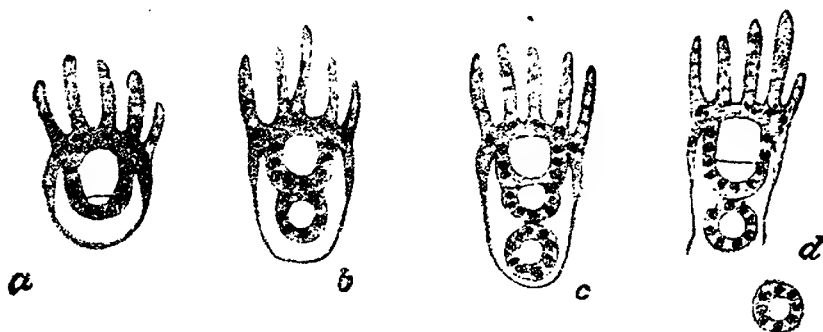


Рис. 121. Схема строения и размножения *Neresheimeria catenata*. По Нересгеймеру.

чески в свободноплавающих оболочниках (*Fritillaria*) и позже переименованная в *Neresheimeria catenata* (Uebel, 1912; Trouessart, 1912).

Организм этот представляет собой как-бы сегментированную бластулу (рис. 120). Ее передние клетки обладают способностью выпускать псевдо-

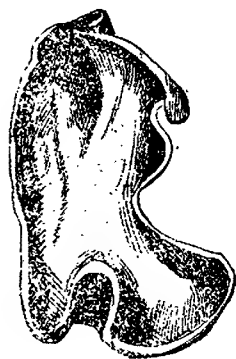


Рис. 122. *Trepatorax gertans*. По Монтичелли из Делажа.

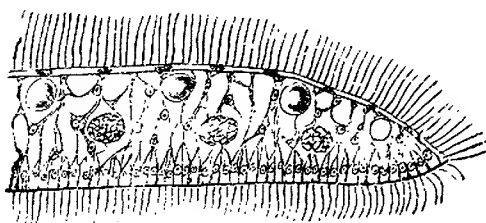


Рис. 123. *Trichoplax adhaerens*. Часть вертикального разреза. По Шульце из Ланга.

подии, а задние сегменты могут отделяться в виде бластул и, вероятно, служат для образования новых организмов (рис. 121).

Правда Нересгеймер считает *Neresheimeria*—

двуслойной (рис. 121, а), ибо находит в ее дальнейшем развитии двуслойную стадию, похожую на гастралу без бластопора. Тонкую оболочку, одевающую все тело животного, он считает образованной передними отсылающими псевдоподии клетками и вместе с ними считает ее за эктодерму, а внутри заключенные содержащие полость сегменты — за энтодерму. Но этот взгляд не вполне оправдывается наблюдениями самого автора ¹⁾.

¹⁾ Сюда же Нересгеймер относит и вышеупомянутую *Атоеобрхуа* (стр. 164), относящую к сосущим инфузориям, а по мнению Нересгеймера будто-бы представляющую бластулообразный организм.

Гипотеза Мечникова опирается на два организма, как бы представляющих гипотетическую паренхимеллу. Один из этих организмов — *Trichoplax adhaerens* — наблюдался Шульце (1883 и 1891) в морском аквариуме в Граце, а другой — *Treptoplax reptans* — Монтичелли (1896) тоже в аквариуме в Неаполе. Оба представляют ползающие пластинки (рис. 122), постоянно меняющие свою форму и оба являются двуслойными. Эктодерма спинной стороны отлична от таковой брюшной. У *Treptoplax* она на спинной стороне не имеет ресничек, а на брюшной имеет. У *Trichoplax* (рис. 123) она вся мерцательная, но клетки ее плоски на спинной поверхности и цилиндричны на брюшной. Весь промежуток между этими слоями заполнен, похожей на соединительную ткань, паренхимой с различными включениями. Оба организма могут размножаться делением, но у *Trichoplax* видели также попарное слияние двух особей, похожее на копуляцию простейших (Garbowski, 1899).

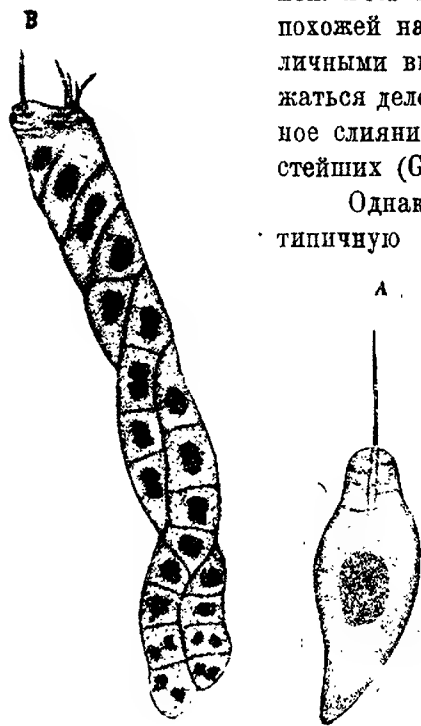


Рис. 124. *Harpizoon armatum*. А — молодой; В — зрелый экземпляр. По В. Догелю.

Однако *Trichoplax*, считаемый Мечниковым за типичную паренхимеллу, представляет, повидимому, не более как личинку в стадии паренхимулы (*planula*) медузы рода *Eleutheria* (Krumbach, 1907)¹⁾. То, что принимали за конъюгацию, очевидно, представляет явление слияние зародышей, наблюдавшееся и у других медуз. Равно известны случаи размножения животных делением в зародышевом состоянии (см. главу VIII). Таким образом, оба приведенные наблюдения несколько не противоречат признанию *Trichoplax* за личиночную стадию, каковой, вероятно, окажется и *Treptoplax*.

Наконец, описаны организмы, которые дают нам представление о том, что переход к многоклеточной стадии мог бы произойти и иным путем, нежели

тот, который предусматривают обе вышеизложенные гипотезы. Я имею в виду описанного В. Догелем (1906) паразита одного из высших червей (*Travisia forbesii*) — *Harpizoon armatum*. Этот организм представляет собой комплекс клеток, из коих передняя, или головная, обладает способностью выпускать псевдоподии и снабжена стилетом, а прочие клетки имеют неправильно рядовое расположение, при чем задние отличаются от прочих, повидимому, и ядра в них делятся на 2 и потом на 4 (рис. 124). Эти клетки отрываются и служат, надо думать, для размножения, к сожалению недостаточно изу-

¹⁾ Высказываются и сомнения на этот счет, а именно смущает отсутствие у *Trichoplax* стрекательных капсул, столь характерных для *planula* этих форм (Schubotz, 1912).

ченного. Организм этот, очевидно, не может быть сравнен ни с бластулой, ни с гастролой, ибо представляет простую многоклеточную пластинку, но с обособлением пропегаторных, т. е. предназначенных для размножения, клеток.

Надо отметить, что некоторые инфузории путем неполного деления образуют временные цепочки, как паразитические *Anoplophrya*, *Hopliophrya*, *Discophrya*, *Opalinopsis* и др., а также и найденные в слинявших пикурках рака-отшельника *Polyspiga* и *Gymnodiniodes* (Minkiewicz, 1912 и 1913).

У последнего рода две соединившиеся для конъюгации особи образуют делением двойную цепочку, или пластинку, рядом лежащие парные члены которой конъюгируют друг с другом все одновременно. У грегариин, которых теперь пытаются и генетически связать с инфузориями, тоже наблюдается разделение тела, остающегося однако

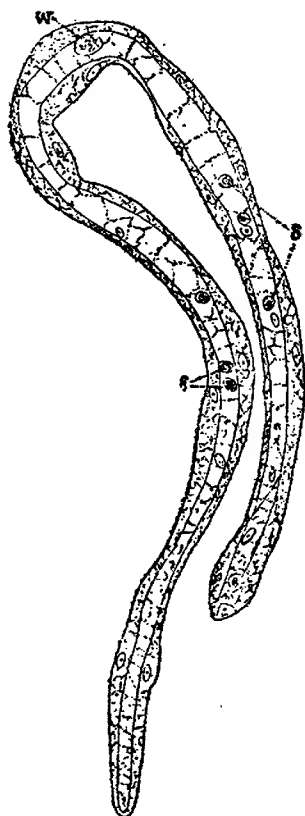


Рис. 125. Молодая самка *Discuemea gracilis*. w — ядро центральной клетки; g — ядра зародышевых клеток. Эктодерма с возрастом у этой формы теряет реснички. По Уитману из Делажа.

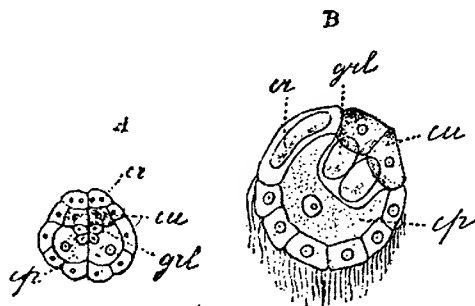


Рис. 126. Инфузориевидные особи *Discuemiidae*. А — en face; В — сбоку grl. — зернистые клетки; ср — кроющиеся их клетки; си — клетки эктодермы, прикрывающие собой половые; ст — клетки эктодермы с сильно преломляющими свет тельцами. По Ван-Бенсдену из Делажа.

на стадии одноядерной клетки, поперечными перегородками, а иногда и образование временных цепочек (*Urospora trivisiae*), почему Мавродиади (1914) склонен считать Нарлозоон за такую пластинчатую стадию развития грегарины. Впрочем, с точки зрения теоретического значения таких пластинчатых организмов это мало меняет дело.

Наконец, к числу загадочных переходных форм должны быть отнесены паразитические формы, составляющие две группы: *Discuemiidae* и *Orthonectidae*. Первые живут в мочевых органах головоногих моллюсков, а вторые в теле турбеллярий, немертин, некоторых кольчатых червей и офгур.

Dicyemidae, изученные Ван-Бенеденом (Van-Beneden, 1876), представляют двуслойные червеобразные организмы (рис. 125), у которых эктодерма представлена слоем довольно крупных обыкновенно мерцающих клеток, а энтодерма — массой с одним крупным ядром, т.е. одной громадной клеткой. В энтодермической клетке кроме одного большого ядра, еще в ранние стадии развития (рис. 126) появляются через отделение от него более мелкие ядра, и эти ядра, при последовательном размножении, вместе с прилегающей к ним протоплазмой дают начало зародышам.

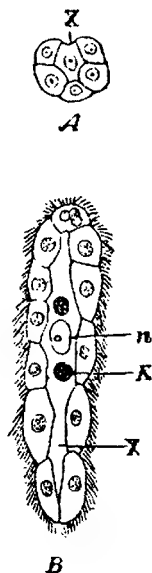


Рис. 127. Две стадии развития червеобразного зародыша *Dicyema*. А — стадия, на которой энтодермическая клетка еще не вполне закрыта; В — более поздняя стадия, на которой клетка уже совершенно закрыта мерцательными эктодермическими клетками; п — ее ядро; К — одно из двух лежащих в ней зародышевых ядер. По Ван-Бенедену.

Эти особи, наблюдаемые обыкновенно у более молодых головоногих, размножаются путем образования зародышевых клеток в большой энтодермической клетке. Так как не наблюдалось ни оплодотворения этих клеток, ни выделения редукционных тел, то их не считают за яйца, а уподобляют агаметам простейших и размножение червеобразных особей сравнивают с агамогонией простейших (стр. 120). Повидимому, зародыши эти служат для заражения эпителиальных клеток почек того же головоногого, и, следов., это размножение, подобно таковому же паразитических простейших является эндогенным. В более старых экземплярах головоногих, уже давно подвергшихся заражению, находятся особи иного рода, в энтодермической клетке которых образуются яйца, выделяющие одно редукционное тельце и даже подвергающиеся оплодотворению (Hartmann, 1904 и 107). Это размножение таким образом может быть сравнено с гамогонией простейших и, повидимому, служит для образования зародышей, оставляющих тело хотя и на предназначенных для заражения других особей головоногих, и, следов., это размножение может быть названо, по аналогии с паразитическими простейшими экзогенным, но формирующиеся при этом особи, получившие название инфузориевидных, вызывают различное толкование. Они имеют энтодерму из многих клеток и округлую форму (рис. 126). Внутри эктодермического покрова залегают две большие энтодермические клетки (ср), имеющие форму двух половин скорлупы грецкого ореха. В ограниченной ими полости залегают 4 зернистых, тоже энтодермических, конечно, клетки (grl). Клетки эктодермы на переднем конце (сн) несколько отличаются от прочих, а две спинных — содержат по одному преломляющему свет тельцу (сг). Одни исследователи (Körpen, 1892; Hartmann, 1907) считают этих инфузориевидных особей за самцов и описывают образование живчиков внутри зернистых клеток. Другие (Lameere, 1916—19; Caullery, 1920) считают их за особей, предназначенных для заражения других особей головоногих, т.е. для экзогенного размножения. При первом толковании неясно, где же самки этого экзогенного поколения, а при втором — надо принять, что производящие инфузориевидных зародышей особи являются гермафродитами.

В то время, как одни рассматривают диксемид, как потомков колоннальных жгутиконосцев (Hartmann, 1904 и 1907); другие (Свинцидз, 1911) видят в цикле их размножения сходство с таковым паразитических червей — сосальщиков (см. главу IV) и считают их за упростившихся под влиянием паразитизма плоских червей. Надо отметить, что начальная стадия развития (рис. 127) у диксемид все же напоминает гастролу, у которой энтодерма представлена лишь одной клеткой, а сходство с размножением паразитических простейших может быть объяснено и влиянием самой паразитической жизни.

Живущее и на свободе поколение *Orthonectidae* (рис. 123) тоже представляет собой червеобразных животных и некоторыми сближается с *Dicyemidae*. Тело их состоит из мерцательной эктодермы и многоклеточной энтодермической массы, служащей всецело у самок для образования яиц, а у более мелких самцов — живчиков. Двуслойность этих животных,

однако, сомнительна, ибо под эктодермой наблюдается слой тонких мышечных волокон с ядрами, и возможно, что они в сущности являются трехслойными, как и большинство Metazoa. Размножение орthonectид, благодаря целому ряду исследований, достаточно изучено (Giard, 1877, 1879; Мечников, 1881; Julin, 1882; Caullery et Mesnil, 1901 Caullery et Lavallée, 1912). Ресничные свободные зародыши, развивающиеся из оплодотворенных яиц, внедряются в тело нового хозяина и образуют там многоядерные плазмодии, которые могут размножаться в теле той же особи, распадаясь на части, и это поколение является, следовательно, эндогенным. Одни из этих плазмодиев развивают яйца, дающие самок, другие — яйца, дающие самцов поколения, выходящего из хозяина, т.е. экзогенного. Из оплодотворенных яиц последнего развивается вышеупомянутые свободные зародыши, оставляющие тело матери и внедряющиеся в тело нового хозяина. К числу паразитических, возникших путем упрощения, форм принадлежит описанная Шредером (Schröder, 1910, 1911) *Buddenbrockia plumatellae*, паразитирующая в полости тела колонизального червеобразного — мшанки *Plumatella*. В теле этого червеобразного организма различаем крупноклеточную эктодерму и мелкоклеточную энтодерму, но также есть и слой мышечных клеток, расположенных в четыре продольные валика. Насчет клеток внутреннего слоя развиваются половые клетки, впоследствии плавающие в образующейся центральной полости. Повидимому, эта форма возникла через утерю кишечника и вообще упрощение от круглых червей (*Nematodes*) (см. главу IV).

Как у этой формы, так у *Orthonectidae* и у *Dicyemidae* никаких других органов, напр., кишечного канала, нервной системы и др. — не замечено.

Означенный краткий обзор переходных форм с достаточной ясностью говорит за то, что ни та, ни другая из изложенных гипотез не может с достаточным правом опереться на эти формы. *Orthonectidae*, *Dicyemidae* и *Buddenbrockia*, очевидно, формы упрощенные. *Trichoplax*, а вероятно и *Treptoplax*, представляют не что другое, как своеобразных личинок медуз.

Salinella — организм, наблюдавшийся в совершенно особых условиях, и поэтому отнюдь нельзя на ее организации строить теоретических соображений, как это делает Сэджвик (Sedgwick, 1895).

Если сравнить одноклеточного зародыша *Salinella* со взрослой многоклеточной формой, то сходство в организации, действительно, поразительно. Сэджвик поэтому повторил высказанное еще 1877 Иерингом (Ihering, 1877) предположение, что Metazoa могли произойти не последовательным делением одной клетки, а распадением высоко дифференцированной клетки, в роде инфузорий, сразу на многоклеточный комплекс. Стоит допустить, что одно-

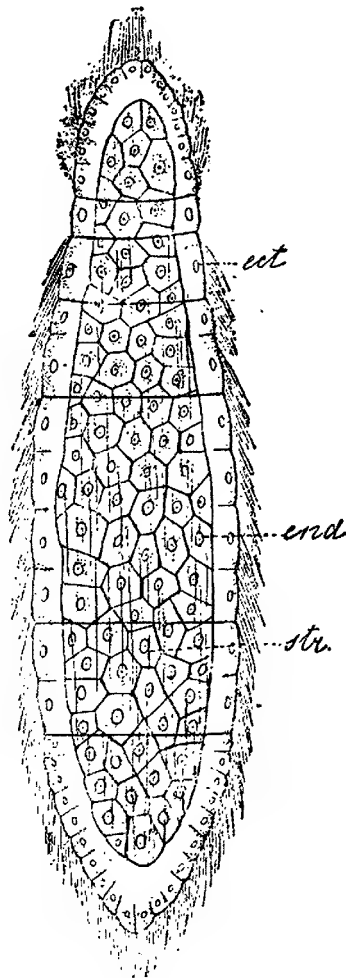


Рис. 128. Самка *Rhopalura giardi*. ect — эктодерма; end — энтодерма; str — мышечные волокна. По Жюлену из Делаж.

клеточный зародыш *Salinella*, сохраняя свою форму и вид, стал многоядерным, а потом и многоклеточным, и мы получим взрослую *Salinella*. Дело в том, что на ее развитии, вероятно, отозвались те своеобразные условия, в которых она живет. Мы видели, что в гипертонических растворах как деление клетки, так и ядра может быть задержано (стр. 103), а далее (см. главу V) увидим, что можно получить при искусственных условиях личинку червя, нормальную по виду, но не имеющую клеточных границ и представляющую собой в сущности одну многоядерную клетку. Весьма возможно, что зародыш *Salinella* представляет явление задержки в делении как ядра, так и самой клетки, составляющей его тело, в зависимости от нахождения в соляном растворе. Поэтому-то мы и рассматриваем *Salinella*, как бластулу, получившую рот и заднепроходное отверстие.

Если верно наше толкование *Neresheimeria*, то этот организм, представляя собой попытку перейти к многоклеточности, тоже вместе с *Salinella* имеет исходным пунктом бластулу, но вряд-ли и он может считаться в числе предков *Metazoa*. То-же самое можно сказать о *Haplozoön*, представляющем пластинку, и т. п. формах. Все вместе они показывают, конечно, на возможность перехода к многоклеточности иным путем, чем предполагают приведенные гипотезы, но сами по себе представляют также формы абберрантные, которые никоим образом ни могут считаться предками *Metazoa*. Вопрос же о происхождении *Metazoa* покуда все-таки остается далеким от окончательного и точного решения.

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ.

ДЕЛЕНИЕ НА ТИПЫ И ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ МЕЖДУ НИМИ.

Понятие о систематических единицах и группах. — Принципы сравнения различных частей животного организма. — Деление на типы и подтипы. — Губки. — Кишечнополостные. — Черви бесполостные, первично- и вторично-полостные. — О происхождении двурядной симметрии. — О происхождении вторичной полости тела. — О происхождении метамерии. — Моллюски. — Членистоногие. — Иглокожие и вторичная радиальная симметрия. — Хордовые. — Происхождение хордовых.

Все животное царство делится на несколько больших групп, называемых типами (*typus*). Деление это в общих чертах было предложено Кювье, но с тех пор подвергалось значительным изменениям. Одноклеточным простейшим, которые под именем *Protozoa* могут быть противопоставлены всем прочим многоклеточным животным, соединяемым под именем *Metazoa*, в современной системе отводится место одного из семи, или по другим из девяти типов. Типы делятся на классы (*classis*), классы на отряды (*ordo*), отряды на семейства (*familia*), семейства на роды (*genus*), а роды на виды (*species*).

Систематические единицы и группы.

Кроме этих единиц, пришлось установить ряд других в виде подтипа (*subtypus*), подкласса (*subclassis*), подотряда (*subordo*), подсемейства (*subfamilia*), подрода (*subgenus*), подвида (*subspecies*¹⁾).

Виды, общее число коих теперь превышает 522,400 (Pratt, 1911), являются, если не самой конечной, то все же последней наиболее определенной единицей современного деления. Для обозначения каждого вида употребляется, введенная Линнеем, бинарная номенклатура, по которой каждый вид называется двумя латинскими или латинизированными названиями: родовым и видовым. Так напр., обыкновенная кошка носит название *Felis catus*, где *catus* есть видовое название, приданное к родовому *Felis* в отличие от других видов этого рода: *Felis leo*, или льва; *Felis tigris*, или тигра.

Со времен Джона Рэя под видом разумеют совокупность особей, похожих одна на другую так, как дети похожи на родителей.

Иначе говоря, вид характеризуется некоторыми постоянными и притом наследственными чертами.

Вопрос осложняется необходимостью прибегать к более мелким единицам деления. Мы указали, что кроме вида принимается еще подвид, иначе раса, разновидность, варietet (*varietas*), хотя последнему термину различными авторами придается весьма разнообразное значение. Систематики отличают подвид, или расу, от основного вида, тем что между подвидом и основным видом в природе имеются переходные формы, а если и есть пробел

¹⁾ Некоторыми за делением на подотряды принимаются еще единицы: *gens*, *superfamilia* и др.

в этом отношении, то весьма незначительный, тогда как между видами всегда имеется более или менее значительный пробел. Переходные формы при этом должны иметься не по одному какому-нибудь признаку, а по всем главным признакам, характеризующим вид. Кроме этих единиц, Семенов (1910) предложил внести еще более мелкое деление: морфа (*morpha*), обозначая им такие изменения, которые характеризуются признаками, хотя и довольно постоянными, но явно зависящими от условий и исчезающими, хотя иногда лишь через несколько поколений, если эти условия перестают существовать. Таковы, напр., признаки, вызываемые одомашнением и исчезающие при одичании. Для таких признаков мы уже приняли (стр. 115) название длительных изменений, или модификаций. Наконец, изменения, характеризующиеся неустойчивыми и негостоянными признаками, различные отклонения, как напр., аномалии и уродства, именуются аберрациями (*aberratio*).

Все эти деления однако, в значительной мере условны и субъективны, а самое изобилие мелких систематических единиц показывает, что вид вовсе не есть что-либо определенное. То, что один исследователь считает за подвид, другой возводит на степень вида. То, что один считает видом, другой рассматривает, как подрод или род. То, что один считает родом, другой обособляет в подсемейство или даже семейство и т. д. Затем, покуда исследователь имеет перед собой двух — трех и вообще небольшое число представителей данного вида, вид кажется ему довольно резко очерченным. Как только исследователь берет во внимание массу особей, границы вида расплываются, появляются подвиды и такие аберрации, перед которыми он недоумевает, что это действительно таковы или еще новый подвид.

Со времен Бюффона существует взгляд, что природа не знает никаких делений и для нее мелкое наследственное отклонение, видовое или родовое отличие и даже разница между типами — явление одного и того же порядка, но различной амплитуды. Если подвид, или разновидность есть возникающий вид, как утверждают Бюффон и Дарвин, то каждое наследственное отклонение при известных условиях может дать начало подвиду, и вид — роду, семейству и т. д. Единицы, измышленные нами, нужны для целей регистрации животных, без которой немисливо никакое изучение, и реального существования в природе не имеют.

Однако эта точка зрения в настоящее время уже не может считаться бесспорной. Мы увидим (см. главу IX), что каждый вид в том смысле, как его понимал Лявней, представляет совокупность более мелких, но более постоянных, так наз., элементарных видов. По отношению к элементарным видам некоторые из новейших биологов говорят о реальном существовании их в природе.

То, что систематики называют подвидом, тоже, вероятно, обнимает собой несколько элементарных видов, но в меньшем числе, чем основной вид. Но вопрос об элементарных видах надо рассматривать в связи с теориями образования видов вообще (см. главу IX).

Все это, конечно, несколько ни мешает нам стремиться расположить животных в такие группы, чтобы расположение это наиболее близко выражало генеалогические или, вернее, филогенетические отношения животных между собой по современным представлениям. Такое распределение животных, во всей совокупности соподчиненных групп и единиц, носит название системы, и выработка ее, начатая Аристотелем, продолженная Рэем, Линнеем, Кювье, Ламарком, Эйнсвольдом и др., не окончена и теперь. Нам придется, конечно, говорить лишь о первых самых крупных делениях системы, т.-е. о типах.

Принципы
сравнения.

Мы видели, что одноклеточные животные, или Protozoa, могут быть противопоставлены прочим — многоклеточным, или Metazoa. Если следовать этому принципу противопоставления одной части, иногда весьма неравно-

мерной по численности видов, другой, то подобное противопоставление можно сделать и в группе многоклеточных. Низшие формы их имеют явственно выраженную, хотя не всегда строго выдержанную, радиальную симметрию. Тело гидры (рис. 80) мы можем разделить плоскостью по его длинной оси не только на две половины, но еще и на несколько участков, или парамер, по радиусам, отходящим от этой оси. Если гидра имела 6 щупалец, то и тело ее может быть разделено на 6 парамер, несущих по одному щупальцу и сходящихся в оси, проходящей через тот конец, где лежит рот, или оральный, и противоположный ему конец, или аборальный. Каждая часть будет подобна всем прочим частям, или, говоря иначе, все они будут гомодинамичны. Если возьмем полипа, медузу (рис. 135), просто устроенную губку (рис. 131), то условия симметрии будут те же, хотя, конечно, у полипов, напр., рот и глотка обыкновенно не круглые, а вытянуты в одном направлении (рис. 139, 140). Есть и другие черты, указывающие на плоскость, которая может разделить тело полипа лишь на две вполне и безусловно симметричные части. Это будет именно плоскость, проходящая по длинной оси ротового отверстия.

Таким образом уже у этих в общем радиально устроенных форм есть указание на двулучевую симметрию, при которой мы не можем отличить однако ни брюшной, ни спинной стороны. Эта симметрия переходит в двурядную у большинства Metazoa. Тело любого червя, как и наше собственное, может быть разделено симметрично только на правую и левую половину плоскостью, проходящей по срединной линии вдоль животного. При этом обыкновенно обособляются также, благодаря изменению в общей конфигурации и в расположении органов, две различные стороны: брюшная или вентральная, и спинная, или дорсальная. Отдельные органы у животного могут быть смещены в сторону и лежать ассимметрично, как, напр., наше сердце, печень и др. органы; далее, органы одной стороны могут быть развиты слабее или вовсе не развиты по сравнению с органами другой стороны; затем, самое тело может образовывать завитки и изгибы, как у многих моллюсков.

Наконец, даже во вполне симметричных частях всегда имеются отступления от геометрически правильной симметрии, что лучше всего заметно на лице человека (см. Reh, 1899; Masterman, 1899).

Но все эти отступления не нарушают общего плана, общей идеи двусимметричного строения. Животных с радиальной симметрией мы назовем Radiata. Они представляют один тип, в состав которого входят губки, или Spongiaria, и кишечнополостные, или Coelenterata, из которых мы уже знаем гидру. Все прочие типы представляют собой Bilateralia, или двусимметричных животных. Тело двусимметричного животного может быть также иногда разделено на участки, сходно устроенные и гомодинамичные, но участки эти располагаются один за другим по продольной оси животного и называются метамерами, а также сегментами, члениками и т. п.

Еще Аристотель, сравнивая между собой отдельных различно устроенных животных, различал у них органы, сходные или по функции, или

по положению. Вопрос этот был потом разработан Ж. Сент-Илером и Оуэном. Органы, сходные по функции, мы называем аналогичными. Жабры рыб и наши легкие служат одинаково для дыхания, и они аналогичны. Органы, сходные по положению, хотя и различные часто по функции, мы называем гомологичными. Так, наши легкие имеют гомолог в плавательном пузыре рыб. Аналогия строится на основании сходства функционального, а гомология на основании сходства морфологического, при чем принимается во внимание не только относительное положение органа между другими, но и его история развития, т.-е. положение и происхождение его зачатка. Это последнее обстоятельство гораздо важнее первого. Орган может сместиться у взрослого животного. Так, напр, иногда задние плавники рыб перемещаются настолько вперед, что лежат под горлом впереди передних, но мы все-таки на основании их строения, отношения к нервной системе и положения у зародыша, считаем их гомологом задних, а не передних конечностей других рыб и всех позвоночных.

Таким образом, между органами отличаем: гомологичные, представляющие сходство по своим морфологическим отношениям; аналогичные, сходные по функции; гомодинамичные, сходные по морфологическим отношениям, но принадлежащие разным параметрам и метаметрам тела. Передняя конечность всех позвоночных, будет ли то рука, крыло, нога, плавник—является везде гомологичной. Но если сравнивать переднюю и заднюю конечности, то они только гомодинамичны.

Впрочем, надо отметить, что в животном царстве чрезвычайно распространен процесс и настоящего перемещения органов с одних метамер на другие. Так доказано, что самый зачаток конечностей у позвоночных, начиная от низших к высшим, перемещается спереди назад, освобождая передние метамеры и распространяясь назади лежащие, так что зачатки передней и задней конечности у различных позвоночных принадлежат разным метамерам. То же наблюдается при изучении некоторых скелетных образований, мускулатуры, нервных сплетений и кровеносных сосудов у позвоночных (см. Goodrich, 1912).

Кроме того сравнительно редко, но все же приходится прибегать к обозначению сходных органов, принадлежащих разным сторонам тела (автимерам): правой и левой сторонам у двусимметричных животных, двум сторонам одной и той же параметры у радиальных, под названием гомотипичных.

Так правая и левая рука или нога человека, сходные органы правой и левой половинки луча морской звезды будут органы гомотипичные. Наконец, однородные части, входящие по несколько в состав одного сложного органа, могут быть названы гомонимичными. Пальцы руки или ноги гомонимичны между собой. Что же касается до функции органов, то она может меняться до чрезвычайности. Даже такие органы, как половые, которые, казалось-бы, должны всюду удерживать свою функцию, в некоторых своих частях могут изменяться, и те части, которые служили для воспроизведения половых клеток, начинают вырабатывать исключительно питательный материал для яиц, или желток. Таковы, напр., желточники у плоских червей, представляющие собой части яичников, видоизменившие свою функцию и превратившиеся в органы для выработки питательного запаса, или желтка (рис. 161).

Деление на
типы.

Мы принимаем деление на 7 типов: Protozoa, или простейшие: Radiata, или лучистые: Helminthozoa, или черви, Mollusca, или мягкотелые; Arthropoda, или членистоногие: Echinodermata, или иглокожие; Chordata s. Notoneura, или хордовые.

Отношение же этих типов и деление на подтипы выражается прилагаемой таблицей.

	Типы.	Подтипы.
I. Protozoa	1. Protozoa. Простейшие.	
II. Metazoa		
A. Radiata	2. Radiata. Лучистые . .	{ a) Spongiaria s. Porifera. Губки. b) Coelenterata s. Cnidaria. Кишечнополостные.
	3. Helminthozoa. Черви . .	{ a) Platydes. Плоские черви. b) Vermes. Черви соб- ственно. c) Oligomera. Олигомерные черви.
B. Bilateralia	4. Mollusca. Мягкотелые.	
	5. Arthropoda. Членисто- ногие.	
	6. Echinodermata. Иглоко- жные.	
	7. Chordata. s. Notoneura. Хордовые	{ a) Tunicata. Оболочники. b) Ascapia. Бесчерепные. c) Craniota s. Vertebrata. Черепные, или Позво- ночные.

Заметим, что часть червей некоторыми рассматривается, как самостоятельный тип моллюскообразных (Molluscoidea s. Tentaculata), а другие придают самостоятельное значение подтипу оболочников, или Tunicata, и тогда число типов возрастает до девяти. Наиболее существенное отступление, которое мы делаем, то, что мы удерживаем для второго типа старое Кювье-ровское название лучистых, или радиально-симметричных, — Radiata, и делим его на два подтипа: кишечнополостных — Coelenterata и губок — Spongiaria, тогда как обыкновенно этот тип называют кишечнополостными, или Coelenterata, соединяя вместе под этим наименованием кишечнополостных нашего деления и губок. Для прежнего типа червей Vermes, мы предпочитаем название Helminthozoa, а название Vermes удерживаем только для типичных червей (Шимкевич, 1890 и 1891).

Мы теперь уже знаем, что простейшие животные являются одноклеточными или, если и представляют колонию клеток, то клеток тождественных между собой. Все формы размножения их могут быть сведены к делению клетки на две равные части, или на две или большее число неравных частей (почкование), или наконец к разделению клетки сразу на массу мелких клеток, как мы видели при размножении у корневожек путем схизогонии и спорогонии (стр. 117), и как это происходит у грегариин и родственных им форм тоже при образовании спор и т. д.

Простейшие.

Размножению простейших может предшествовать конъюгация или копуляция двух в громадном большинстве одинаково устроенных особей.

Лучистые.

Отличительной чертой второго типа — *Radiata*, является радиальная симметрия: ясно отличима одна ось, соединяющая оральный конец с аборальным, и кругом этой оси по радиусам центрируются органы. Животные этого типа имеют всегда одну полость в теле, соответствующую первично-кишечной, или гастральной, полости зародыша, но она может быть подразделена на отделы.

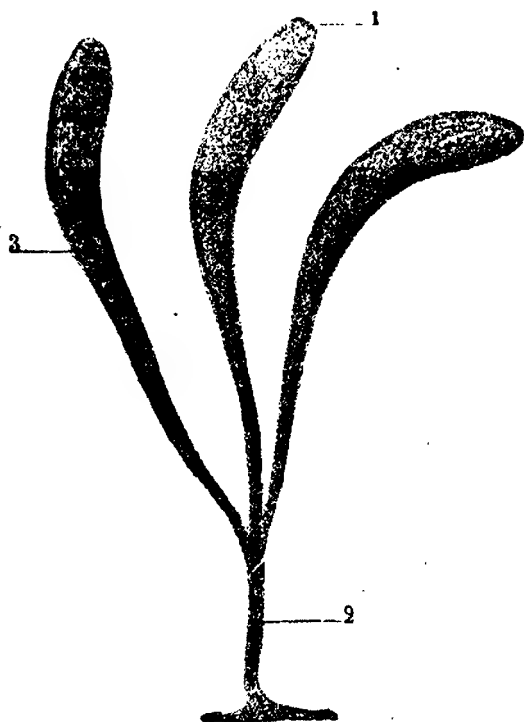


Рис. 129. Колония из трех губочек *Ascidia* с известковыми иглами в стенке. 1—выводные отверстия; 2—общий стебелек колонии; 3—яйца. По препарату Зоотомич. кабинета Пгр. Университета из Л. и В. Шимкевич.



Рис. 130. Губка *Leucandra* с известковым скелетом, представляющая колонию соединенных между собой особей. 1—выводные отверстия; 2—стебелек колонии. По препарату Зоотомич. кабинета Пгр. Университета из Л. и В. Шимкевич.

Ни полости тела, ни выделительной системы, ни кровеносной, не говоря уже об органах дыхания, — нет.

Губки.

В состав *Radiata*, как мы сказали, входят два подтипа: губки — *Spongiaria* s. *Porifera* и кишечнополостные — *Coelenterata* s. *Cnidaria*. Последнее название дается потому, что большинство их обладает клетками со стрекательными пузырьками, или книдобластами, отсутствующими у губок¹⁾. Начнем с губок (рис. 129 и 130).

¹⁾ Стрекательные пузырьки, описывавшиеся в теле червей, а именно турбелларий, и моллюсков, принадлежат с'еденным этим животными кишечно-полостным. Замечательно, что, попадая незрелыми в тело нового хозяина, пузырьки все-таки проникают в его покровы и при этом доразвиваются настолько, что получают способность разряда (Grosvenor, 1903; Jacobson, 1912).

Губки, подобно гидре, представляют в молодом состоянии мешок с единственным отверстием на свободном конце (рис. 131), но едва ли этим и не ограничивается сходство их с гидрой и другими кишечнополостными. Да и это отверстие не служит для введения пищи: пищевые частицы вносятся вместе с водой через многочисленные поры, пронизывающие стенку тела губки, откуда и возникло второе название губок — Porifera, а вода и прочие остатки удаляются через большее отверстие, которому таким образом в отличие от рта (os) дали уменьшительное название osculum. Но можно думать, что и морфологически оно не соответствует blastopore, или, точнее, gastropore, с которым сравнивают рот кишечнополостных, так как личинки губок, если имеют blastopore, то обыкновенно прикрепляются концом, несущим его, а на противоположном конце получают osculum. Обыкновенно на этом дело не останавливается: в громадном большинстве случаев губка делением дает новых особей, остающихся в связи с ней, и большинство губок является колониальными (рис. 132). Число osculums может соответствовать числу особей колонии, а иногда одна особь может нести два и более osculums. Вообще же часто губка представляет сплошную массу с многочисленными osculums, в которой различить границы особей нет никакой возможности.

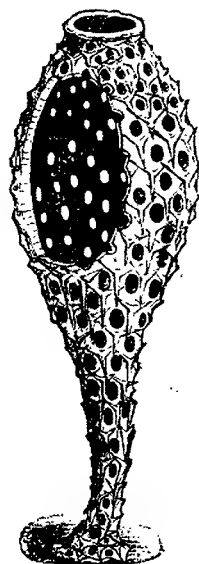


Рис. 131. Губка *Ascetta primordialis*. По Геккелю.

Для поддержки колонии развивается скелет то из известковых игол, то из кремневых отложений, то из похожего на рог вещества — спонгина, как, напр., у туалетной губки. Глубоководная губка *Monogachis* имеет всего одну громадную кремневую иглу (1,5 метра длины), втыкающуюся в ил.

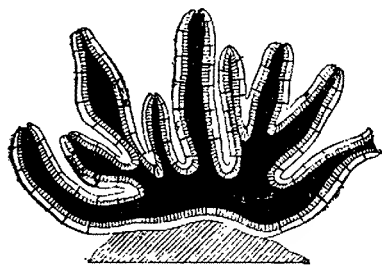


Рис. 132. Схематическое изображение колонии губок типа *Ascetta* в разрезе. По Геккелю.

Если сравнивать слои тела губки и гидры, то и здесь соответствие не полное. Снаружи губки одеты слоем плоских клеток, не содержащих, по видимому, ни чувствующих, ни ганглиозных клеток и не имеющих мышечных отростков. Внутри в простейшем случае мы видим (рис. 133, А) одну полость, выстланную жгутиковыми клетками с плазматическими оторочками кругом основания жгутов, как у *Protospongia* (стр. 163; рис. 118), почему они и получили название воротничковых. Между этими двумя слоями залегает промежуточный слой, состоящий из студенистой массы и внедренных в нее половых клеток, а также звездчатых и ветвистых клеток, часть которых служит для образования скелета. Некоторые из этих клеток, например, лежащие около osculums, у немногих правда формы, принимают характер мышечных клеток, хотя иногда сократимостью обладают и клетки наружного слоя (Wilson, 1910).

Если сравнивать губку с гидрой, то плоские поверхностные клетки могли бы быть приняты за эктодерму, воротничковые — за энтодерму, а средний слой — за мезенхиму. Отметим, однако, что внутренняя архитектура губок гораздо сложнее: центральная полость дает обыкновенно многочисленные выступы, иногда стоящие с ней в широком сообщении (рис. 133, В), иногда же сообщающиеся с ней, как и с наружной средой, лишь посредством узких каналов (рис. 133, С).

Каналы эти называются приводящими и отводящими, сообразно их функции. Центральная полость и берущие начало на наружной поверх-

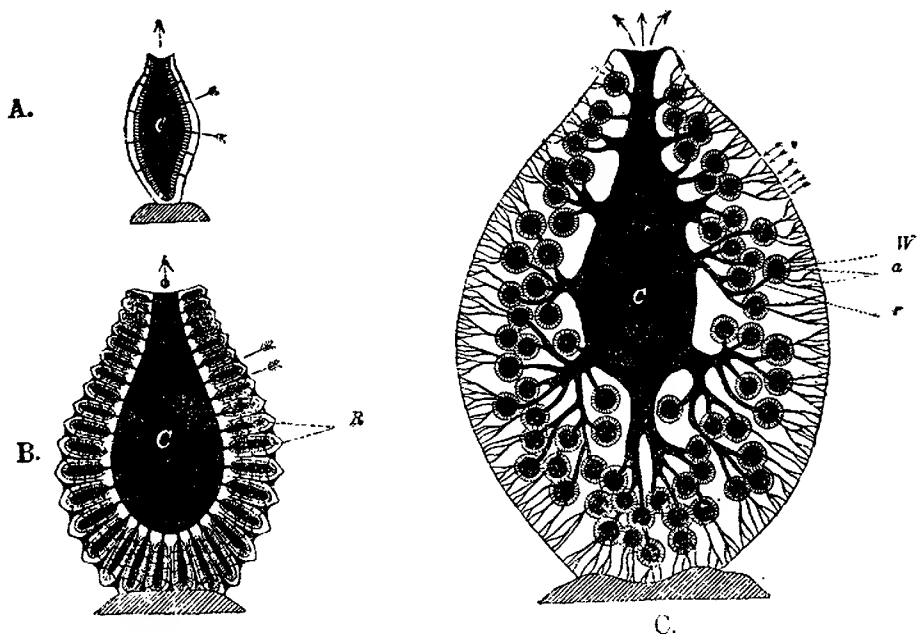


Рис. 133. Схематическое изображение трех различных типов строения губок (в разрезе); стрелки обозначают направление тока воды. А — тип Ascones с центральной полостью (C), выстланной воротничковыми клетками; В — тип Sycones с центральной полостью (C), выстланной плоскими клетками и радиально расположенными камерами (K) с воротничковыми клетками; С — тип Leucones с центральной полостью (C), выстланной плоскими клетками и с камерами (W), выстланными воротничковыми клетками и сообщающимися каналами a — с наружной средой и каналами r — с центральной полостью. Из Гатчека по Геккелю.

ности приводящие каналы тогда выстланы плоскими, сходными с наружным слоем клетками, а воротничковые клетки сосредоточены лишь в этих выступах, или камерах. Отводящие каналы, впадающие в центральную полость, выстланы тоже жгутиконосными клетками, но без воротничков (Bursk, 1909).

Весьма возможно, что плоские клетки, выстилающие эту полость, в сущности представляют как бы втянутый внутрь наружный слой, тогда как весь внутренний слой углубился в толщу стенки тела еще более для образования камер. По крайней мере при развитии губок, имеющих центральную выстланную плоскими клеточками полость (Sycon), наблюдают стадию, когда эта полость выстлана сначала воротничковыми клетками, а потом наружный поверхностный слой вырастает через osculum и образует

окончательную выпилку центральной полости (Maas, 1898). Наконец, есть губки, у которых центральная полость совершенно исчезает.

Опыты Луазеля с погружением губок в слабые растворы красок (Loisel, 1898) показали, что хотя краски входят и в воротничковые клетки, но, главным образом, они задерживаются клетками среднего пласта. Что касается твердых частиц, то они также захватываются как воротничковыми клетками, обладающими способностью выпускать псевдоподии (Cotte, 1902), так и клетками среднего пласта и даже по некоторым данным наружными, хотя последнее явление, повидимому, ненормально (Maas, 1912).

Выступание наружу псевдоподий клеток среднего пласта между клетками наружного ясно наблюдается у так называемых сверлящих губок, протачивающих раковины, камни и т. п. (Cotte, 1903 и 1904).

Однако, существует другой взгляд на архитектуру тела губок, по которому поверхностные плоские клетки представляют лишь верхний слой сред-

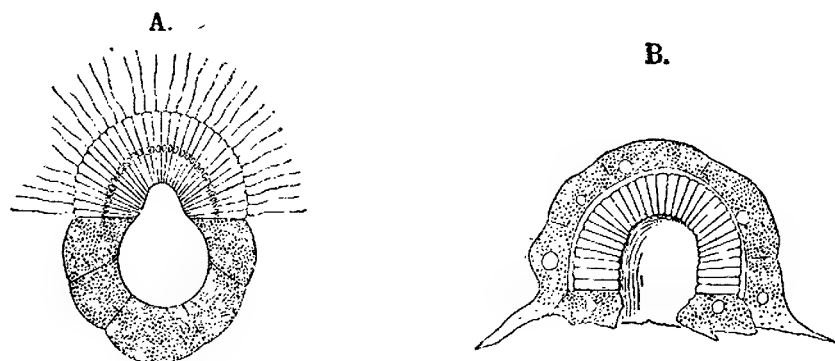


Рис. 134. А — стадия бластулы губки *Sysandra garphanus*. В — стадия гаструлы той же губки, прикрепившаяся стороной, несущей бластопор, при чем мелкие жгутиковые клетки ввернулись внутрь и образовали энтодерму, а крупные — эктодерму. По Ф. Шульце из Гатчека.

него пласта и составляют с ним одно целое (Minchin, 1897). При таком взгляде губки будут двуслойными. Но против этого предположения отчасти говорит история развития, так как образование среднего пласта губок весьма напоминает таковое кишечнополостных. Наконец, Делаж (1890, 1891, 1892), Маас (1892, 1893) и Нёльдеке (Nöldeke, 1894) развивают тот взгляд, что у губок пласты тела занимают извращенное и совершенно обратное тому, что мы видим у других Metazoa, положение. При развитии Metazoa очень часто наблюдается, что клетки бластулы неравной величины, при чем клетки будущей энтодермы всегда большей величины, ибо они богаче питательным материалом, или желтком. У губок также часто наблюдается подобное различие в стадии бластулы, но у них дело происходит как раз наоборот: мелкие клетки вворачиваются внутрь и образуют энтодерму, а крупные — остаются снаружи и образуют эктодерму (рис. 134), после чего зародыш и прикрепляется к подводному предмету той стороной, где был бластопор. Подобное же извращение пластов наблюдается иногда и в том случае, когда внутренний пласт образуется иммиграцией, а потом большая часть его

клеток все-таки выходит на поверхность, а клетки наружного — погружаются внутрь (Minchin, 1900).

Отсюда и возникло вышеуказанное соображение. Если привять во внимание, что средний пласт губок, а может быть и наружный, подобно энтодерме гидры, обладают способностью к захватыванию пищи, и что они, может быть, потому и не развили ни нервных ни перцепирующих клеток, что природа их далека от таковой эктодермы, развивающей эти клетки у всех животных, то предположение это покажется довольно вероятным. Скелет и половые клетки развиваются у губок в среднем пласте, но из разных источников. Скелет развивается из клеток наружного (собственно энтодермического) пласта, а половые клетки из элементов среднего пласта (мезенхимы), иногда обособляющихся весьма рано у зародыша в виде пары особых клеток — археоцитов.

Итак, мы можем охарактеризовать губок, как трехслойных, а может быть даже и двуслойных, радиальных животных, но без нервной системы и органов чувств (см. стр. 122) и с зачаточной мышечной системой, при чем возможно, что пласты у них приняли положение обратное тому, которое они занимают у других Metazoa (Enantiozoa).

Половые клетки и скелет развиваются в среднем пласте. По всем этим пунктам они отличаются от кишечнополостных.

В виду значительных затруднений, возникающих при сравнении губок с кишечнополостными, некоторыми высказывается взгляд, что между пластами губок и прочих Metazoa нет никакой гомологии (Maas, 1893; Minchin, 1897), и что губки могли произойти самостоятельно от простейших, представляющих, подобно *Protospongia* (стр. 163), колонию воротничковых клеток (Carter, 1878; S. Kent, 1881). Однако, вероятнее все-таки предположение, что они произошли от гаструдообразного организма путем извращения его пластов.

Подобное извращение, правда, временное, наблюдается, напр., у одного гидроида, паразитирующего в яйцах стерляди (*Polypodium hydriforme*) и захватывающего клетками вывороченной наружу энтодермы желточные крупинки стерляжьего яйца (Липин, 1908 и 1911). Впрочем, гидра, если ее кормить мелко раздробленной пищей (дафниями), тоже выворачивается энтодермой наружу и захватывает частицы пищи каждой клеткой энтодермы в отдельности (Goetsch, 1921).

Кишечнополо-
стные.

Кишечнополостные всегда имеют нервные и чувствующие клетки, а во многих случаях органы чувств и хорошо развитую нервную систему. Половые клетки их развиваются или в эктодерме, как у гидры, или в энтодерме. Скелет, в виде известковых отложений или реже из похожего на рог вещества, если и находится внутри тела животного, то все-таки выделяется, в большей своей части, ввернувшимися внутрь частями эктодермы. Характерно для большинства, хотя не для всех кишечнополостных присутствие стрекательных пузырьков, или нематоцист (стр. 125, рис. 83). Кишечнополостные как в низших, так и в высших своих формах представляют два главных видоизменения своей архитектуры. Одно из них может быть

названо полипоидной формой, другое медузоидной. С полипоидной формой мы уже знакомы и разобрали ее при описании гидры и гидроидов вообще. Это двуслойный мешок с ротовым отверстием, сидящим на бугорке (рис. 81), и снабженный одним или двумя (рис. 84) венчиками щупалец. Мы видели, что такой мешок состоит в сущности из двух слоев, разделенных прослойкой бесструктурного вещества, или мезоглеи (см. стр. 124), но клетки того и другого слоя снабжены мышечными отростками. У других кишечнополостных слой мышечный состоит из самостоятельных мышечных клеток. Мы видели также, что под эктодермой полипоидной формы залегают разбросанные ганглиозные клетки, а в эктодерме наблюдаются чувствующие клетки. Вообще нервные клетки лежат исключительно в эктодерме, и случаи нахождения ганглиозных клеток под энтодермой, как было уже указано (стр. 127), повидному, основаны на ошибке наблюдения.

Медузоидная форма (рис. 135) представляет собой как бы опрокинутого и свободно плавающего полипа и может быть легко выведена из полипоидной. Для сравнения мы возьмем низшую медузу, или гидромедузу, и низшего полипа, гидрполипа. Представим себе, что ротовой конус полипа, или гипостом, чрезвычайно удлинился и превратился в так называемую рукоятку, или *manubrium*, тогда как аборальная часть полипа чрезвычайно расширилась и превратилась в диск. В таком виде полипоидная форма будет подобна зонтику, с которым и сравнивают медуз. Но отличия этих форм идут еще далее. Околоротовой венчик щупалец полипчика может сохраниться и у медузы в виде такового же, но аборальный венчик перемещается на край диска, где находятся и органы чувств (рис. 135, 136, I и II). С изменением формы тела изменяется и форма гастральной полости.

Дабы объяснить себе происхождение медузоидной формы, можно принять, что первоначально у зародыша гастральная полость продолжается и в диск, но потом верхняя и нижняя стенки диска между собой срастаются, а два слоя энтодермы, выстилающие полость, один на верхней, другой на нижней стенке, срастаются между собой настолько, что клетки их располагаются не в два слоя, а только в один. Но это сращивание имеет место не на всех пунктах диска. Остаются просветы, расположенные в виде каналов, идущих радиально от центральной гастральной полости и сообщающихся по краю диска кольцевым (рис. 136, II). В промежутках между каналами залегает один слой энтодермических клеток, так называемая энтодермиче-

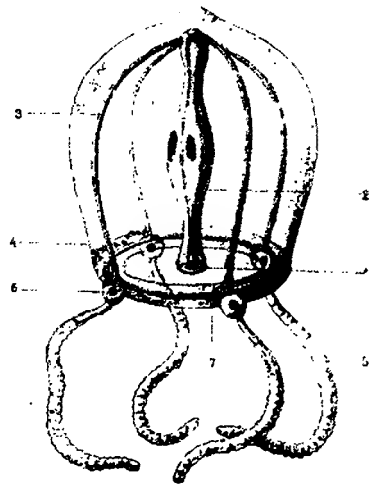


Рис. 135. Гидроидная медуза (*Sargisia*). 1—рот; 2—рукоятка, в которой видны половые органы; 3—радиальный канал; 4—кольцевой канал; 5—щупальце; 6—глазок; 7—кольцевая оторочка колокола (*velum*). Из Л. и В. Шимкевич.

ская пластинка (рис. 136, II), являющаяся результатом срастания энтодермы диска в тех местах, где не имело места образование каналов¹⁾.

Вся совокупность полостей и каналов в теле кишечнополостных носит название гастроваскулярной системы. Процесс перехода от сидячего образа жизни к свободно-плавающему наглядно выражен у одного, найденного

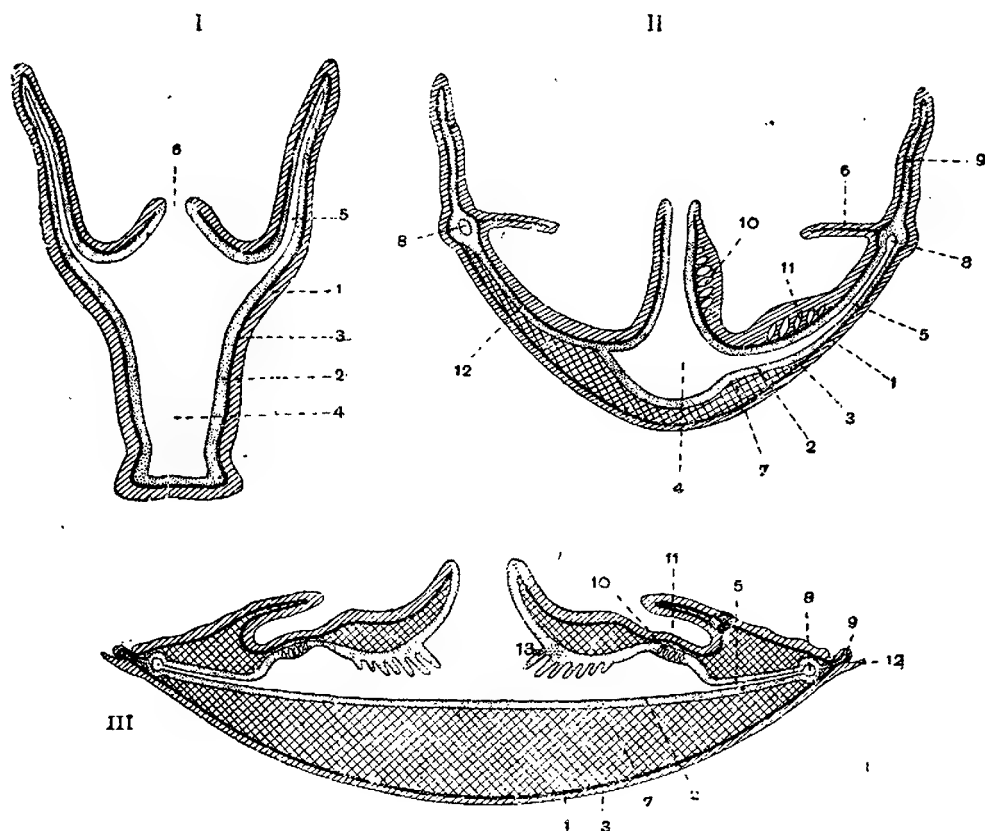


Рис. 136. Схема, показывающая отношения между гидрополипом (I), гидромедузой (II) и сцифомедузой (III) в разрезе. 1 — эктодерма (заштрихована); 2 — энтодерма (пунктирована); 3 — опорная пластинка, или мезоглея (черная полоска); 4 — гастральная полость, дающая у некоторых гидроидов отростки в щупальца, а у медуз — радиальные каналы (5); 6 — рот, а на II — velum, или мускулистая оторочка края диска гидромедуз; 7 — студенистое вещество (заштриховано в двух направлениях); 8 — кольцевой канал, соединяющий радиальные на краю диска; 9 — щупальца с энтодермической осью внутри; 10 и 11 — половые органы, занимающие у различных медуз различное положение: то в рукоятке, то в диске (оба положения нанесены на одну схему рис. II); 12 — энтодермическая пластинка; 13 — гастральные нити у сцифомедуз. Из Шиндлера,

у берегов Новой Зеландии гидроида *Pelagohydra* (Dendy, 1902). Это организм, похожий на гидру, но уже плавающий. Его аборальная часть, соответствующая зонтику медузы, еще в виде простого пузыревидного расширения,

¹⁾ Однако, этому представлению до известной степени противоречит то обстоятельство, что энтодермическая пластинка при эмбриональном развитии образуется иначе, а именно через разрастание энтодермы каналов, возникающих тоже иначе, а именно в виде желобовидных выступов гастральной полости (Götte, 1907).

покрытого медузоидными почками и щупальцами, а оральная часть вытянута в виде рукоятки с венчиком околоротовых щупалец на конце.

Так как медузы принадлежат к животным свободно-плавающим, то в зависимости от этого они имеют развитые органы чувств, и в связи с этим и более развитую и притом сконцентрированную нервную систему.

Нервная система у этих медуз является в виде кольца из волокон и клеток, лежащего на краю диска конутри от кольцевого гастроваскулярного канала. Кольцо это в сущности двойное: его наружная часть, повидному, представляется чувствующей и дает нервы к органам чувств и покровам верхней стороны диска, а его внутренняя часть—двигательная и дает нервы к сильно развитой мускулатуре на нижней стороне диска. Кроме того, встречаются, впрочем, и диффузно рассеянные ганглиозные клетки, двигательного характера. На краях диска сидят и органы чувств, представляющие простейшую форму органов зрительных или слуховых. Зрительные органы по большей части представляют собой простые скопления чувствующих и пигментных клеток, являясь, таким образом, в весьма простой и несовершенной форме. Эти глаза, может

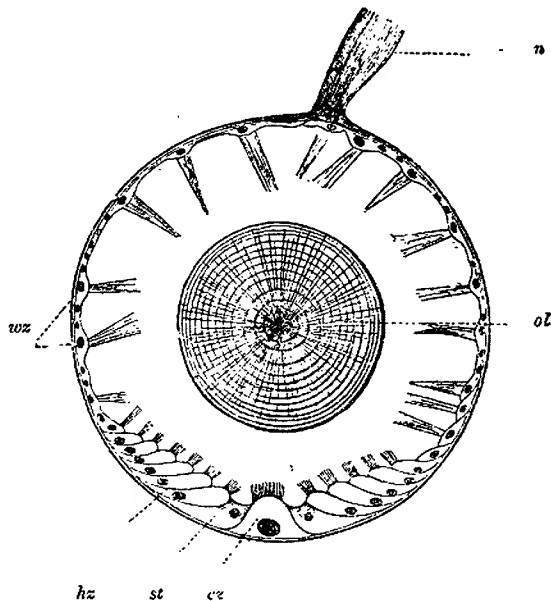


Рис. 137. Слуховой пузырек моллюска *Pterotrachea*. n—слуховой нерв; ot—отолит; vz—ресничные клетки внутри отолита; hz—слуховые клетки; cz—слуховая центральная клетка, окруженная простыми эпителиальными (st), или опорными. По Клаусу.

быть, могут отличать свет от темноты, но вряд ли способны различать цвета и наверное не способны различать форму предметов.

Органы медуз, считавшиеся прежде за слуховые, а вернее являющиеся органами чувства пространства, построены по общей схеме, которую можно проследить по всем типам вплоть до высших позвоночных, у коих слуховая функция этих органов не подлежит уже сомнению. Мы рассмотрим сначала более совершенную форму такого аппарата, представленного слуховыми пузырьками моллюсков, у которых они имеются иногда в числе одной пары, иногда в очень большом числе (у *Paludina* до 700) (рис. 137). Каждый такой пузырек, или отолит, представляет выстланный внутри эпителиальными клетками пузырек, при чем часть этих клеток несет особые волоски, называемые слуховыми, и является таким образом тоже несколько видоизмененными перцепирующими клетками. Эти клетки тоже называются слуховыми. Внутри пузырька находится жидкость, просачивающаяся из

То же самое верно и по отношению к червям, моллюскам, иглокожим и др. У ползающих и живущих в нуте животных эти же органы помогают определению того направления, куда животное движется (Baumhacker, 1912 и 1914).

Половые клетки гидроидных медуз, как у гидры и у гидроидных полипов вообще, созревают в эктодерме или рукоятки или нижней поверхности диска ¹⁾. Состав стенки тела медуз по существу является тем же, что у гидры или любой полипоидной формы, и главное отличие сводится к появлению между прилежащей к эктодерме мезоглеей и эктодермой зонтика мощного слоя студенистого, богатого водой вещества, составляющего главную массу тела животного.

Мы видели уже, что гидроидные полипы образуют путем последовательного почкования колонии, причем медузонидные особи, возникающие на этих колониях в виде почек, являются половыми особями (см. стр. 151). Между кишечнополостными есть один класс животных, именно Siphonophora, которые рассматриваются некоторыми, как полиморфные (стр. 151) колонии полипоидных и медузоидных особей, и являются свободно плавающими, а не сидячими.

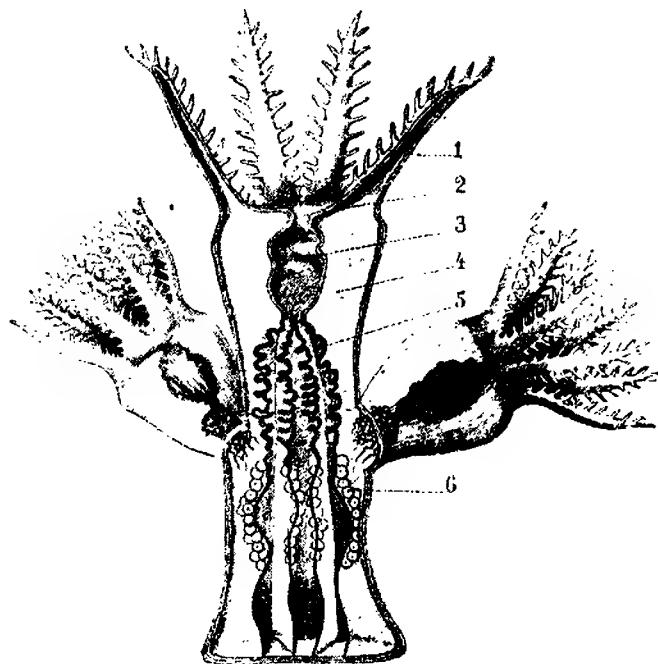


Рис. 138. Часть колонии полипов (*Acyonidium*) со вскрытыми полипчиками для показания их строения: 1—щупальца; 2—рот; 3—пищевая трубка; 4—мезентеральная перегородка; 5—мезентеральная нить; 6—назревающие яйца.

Из Л. и В. Шимкевич.

Параллельно этим двум группам низших, или гидроидных полипов и медуз имеются две группы высших полипов, или Scyphopolypri, и высших медуз, или Scyphomedusae. Тело гидры или гидроидного полипа представляет простой однополостной мешок, тогда как полость сцифополипа разделена обыкновенно радиально-идущими перегородками на камеры (рис. 138—141). Перегородки эти, образованные энтодермой и носящей соединительнотканый характер мезоглеей, но без участия эктодермы, могут быть в числе 8 (рис. 139) или в числе гораздо большем, но кратном шести:

Сцифополипы и сцифомедузы.

¹⁾ Некоторые исследователи доказывают возможность созревания половых клеток гидроидных кишечнополостных и в энтодерме (Тихомиров, 1887; Gütte, 1908).

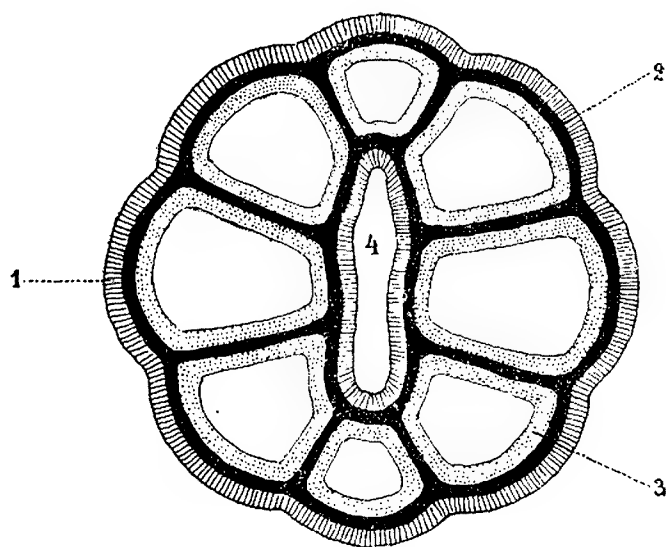


Рис. 139. Поперечный разрез восьмипалцевого полипа на уровне глоточной трубки. 1—эктодерма, обозначенная штрихами; 2—мезогля, обозначенная черным; 3—энтодерма, обозначенная пунктиром; 4—полость глоточной трубки. Из Л. и В. Шимкевич.

док прирастают в своей верхней части в этой трубке, но остаются свободными в нижней. И в этой своей части они имеют на свободных краях особые утолщения, представляющие подобие складчатых нитей (вернее, валиков) и действительно носящих название мезентериальных нитей, ибо сами перегородки тоже называются мезентериальными (рис. 138). Таким образом, периферическая часть полости полипа разделена перегородками на камеры, отверстия в центральную часть, а также сообщающиеся между собой посредством отверстий в верхней части перегородок. Полость каждой камеры продолжается в соответствующее ей щупальце.

В зависимости от сидячего образа жизни эти полипы, как и гидроидные, не имеют ни органов зрения, ни статоцистов. Однако, их

12, 24 и т. д. (рис. 140). На своих внутренних концах перегородки свободны не на всем протяжении. От рта полипа свешивается в гастральную полость глоточная трубка, образованная впяченной внутрь стенкой тела и, следовательно, выстланная внутри эктодермой (рис. 138 и 140).

Таким образом, здесь впервые мы встречаемся с образованием глотки, или пищевода, характерного для вышестоящих форм. Края перегород-

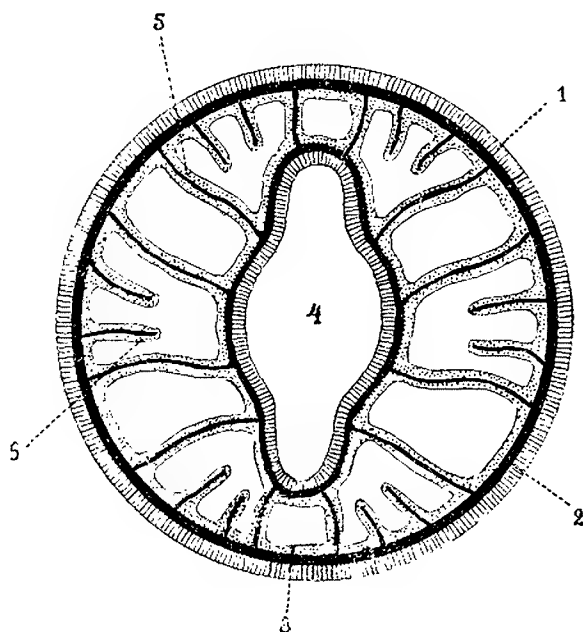


Рис. 140. Поперечный разрез многопалцевого полипа на уровне глоточной трубки. 1, 2, 3, 4—см. рис. 139; 5—более молодые; 6—более старые мезентериальные перегородки. Из Л. и В. Шимкевич.

нервная система представляет уже некоторую тенденцию к концентрации. Так, у восьмищупальцевых полипов нервная ткань образует вдоль основания перегородок и в месте прикрепления их к глоточной трубке восемь утолщений, или полосок, хотя нервные клетки имеются и в других частях тела. (Касьянов, 1908).

Сцифополипы являются то одиночными, как напр. актинии, то колониальными, как напр. коралловые полипы, и как одиночные, так и колониальные формы могут содержать по большей части известковый скелет, хотя у колониальных форм встречаются и роговые отложения. Никогда

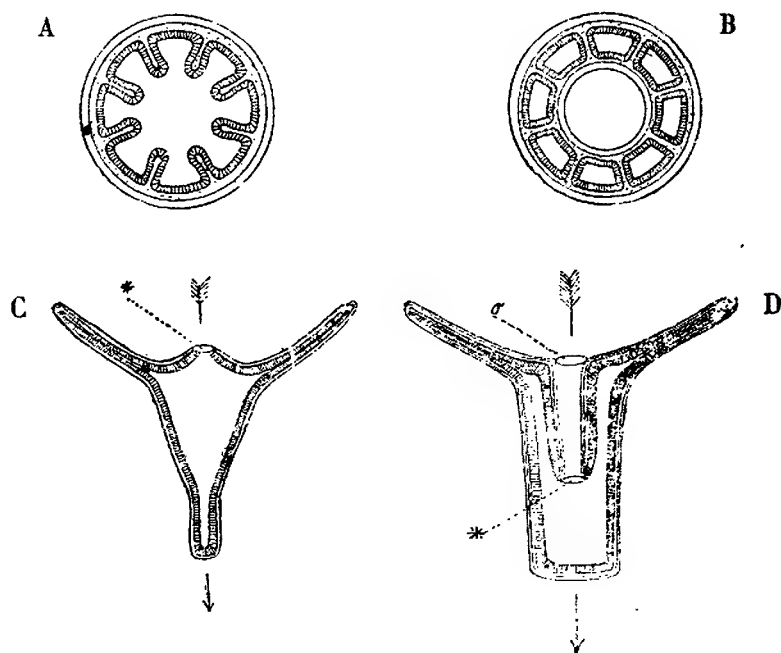


Рис. 141. Два поперечных разреза через тело сцифополипа. А — в нижней части. В — на уровне глоточной трубки. С — схематический продольный разрез гидрополипа, D — сцифополипа. Звездочка обозначает ротовое отверстие гидрополипа и внутреннее отверстие глоточной трубки сцифополипа; о — рот сцифополипа; стрелка обозначает ось тела. Из Гатчека.

колонии не имеют медузидных половых особей, и половые клетки развиваются в энтодерме самих полипов, откуда попадают в гастральную полость и потом наружу.

Сцифомедузы (рис. 142) отличаются от гидромедуз несколькими признаками, из которых внешним признаком является отсутствие особой собственной гидромедузам кольцевой мускулистой оторочки (velum), сидящей у последних на внутреннем крае диска (рис. 135). Край диска сцифомедуз является не цельным, а по большей части подразделенным на лопасти. Другим особенностям придавалось гораздо более глубокое значение в смысле указания на родство сцифомедуз со сцифополипами: во-первых, в их гастральной полости в простенках между отходящими радиальными каналами находятся пучки так наз. гастральных нитей, напоминающих мезентериальные

нити сцифополипов, но свободно висящих своими концами в гастральную полость; во-вторых, ближайшая к ротовому отверстию часть гастральной полости выстлана, по прежним наблюдениям, внутри эктодермой и соответствует глоточной трубке сцифополипов. Однако, изучение истории развития показало, что у сцифомедуз нет и следа эктодермической глотки и что гастральная полость вся выстлана энтодермой (Hadži, 1907 и 1911; Heric, 1907, и др.). Это обстоятельство значительно ослабляет сходство сцифомедуз со сцифополипами¹⁾. Но зато сходно с последними половые клетки у сцифомедуз образуются в энтодерме, а не в эктодерме, как у гидромедуз,

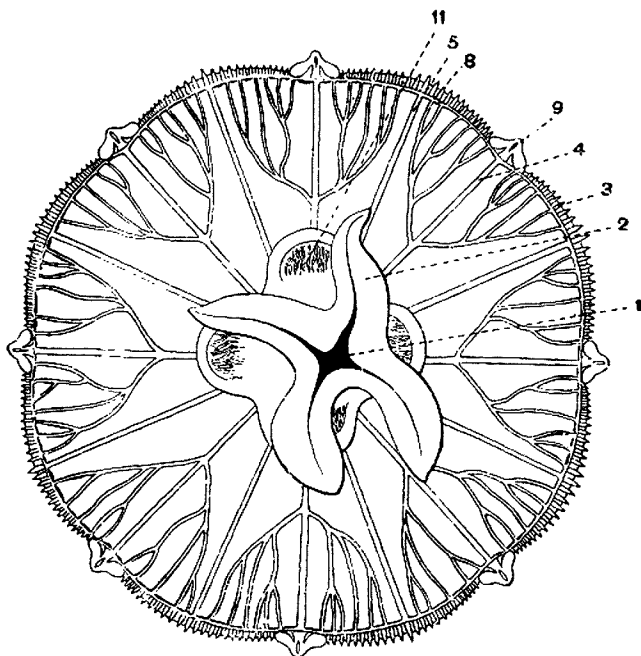


Рис. 142. Сцифомедуза (*Aurelia aurita*) с оральной (нижней) стороны. 1 — рот; 2 — около-ротовые придатки; 3 — щупальца; 4 и 5 — ветвящиеся радиальные каналы гастроваскулярной системы; 8 — кольцевой канал; 9 — лопасти, несущие органы чувств; 11 — гастральные нити. Из Шиндлера.

и попадают в гастральную полость. Мы видели, что гидромедузы часто являются лишь половыми особями колонии гидроидов. У сцифомедуз из яйца также выходит полипчик и имеет только четыре радиальных перегородки, почему его и сравнивают с ископаемыми сцифополипами группы *Tetracorallia*, у которых число перегородок было кратным четырех, но опять-таки указывают на то, что перегородки у этого полипчика отличаются по своей структуре от перегородок сцифополипов. Этот полипчик, если и дает почки, то они отрываются и превращаются в таких же полипчиков, а сле-

¹⁾ Есть попытки доказать участие эктодермы в образовании глотки и у сцифополипов и других (Kempf, 1920).

довательно он никогда не образует колонии. Затем бесполым путем, а именно путем поперечного деления (рис. 143), полипчик разбивается на отдельные участки, из коих каждый превращается потом в половую особь. Одним словом, сцифомедузы, подобно гидромедузам, имеют иногда свое бесполое полипоидное поколение, представленное одиночным сцифополипом, носящим название сцифостомы. Что касается до вопроса о происхождении сцифомедуз, то, в виду указанных отличий от сцифополипов, он должен быть пересмотрен. Небольшие радиальные валики в гастральной полости

(*taeniolae*) свойственны и гидрополипам. Значение вышеописанных явлений при размножении этих форм мы еще рассмотрим впоследствии (см. главу VIII), а на организации кишечнополостных мы остановились подробнее потому, что она является исходным пунктом для многих теоретических обобщений.



Рис. 143. Полипоидная личинка сцифомедузы (*Aurelia aurita*), отделяющая молодых медуз. 1—1 основание полипоидной личинки; 2—органы чувств; 3—щупальца; 4—лопасти, несущие органы чувств. По Геккелю.

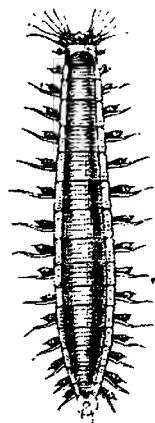


Рис. 144. Кольчатый высший червь *Hesione splendida*. По Савиньи.

Обратимся теперь к червям, или Helminthozoa. Двусимметричность строения, позволяющая отличить правую и левую, спинную и брюшную стороны, — для них характерна прежде всего, и этой особенностью они отличаются от Radiata. В высших своих формах они приближаются к членистоногим животным, являясь, подобно им, членистыми, но зато, если и имеют конечности, так наз. параподии, сидящие на каждом сегменте попарно, то эти параподии в отличие от конечностей членистоногих, никогда не бывают членистыми (рис. 144). Вообще не только охарактеризовать тип червей в нескольких словах, в виду разнообразия составляющих его форм, но и раз-

Черви.

граничить этот тип от соседних, в виду наличия переходных форм, довольно затруднительно.

Черви бесполо-
стные.

Рассмотрим сначала типичные формы червей. По архитектуре тела можно отличить три схемы строения тела червей: черви бесполостные, первично-полостные и вторично-полостные, при чем в первой и последней схеме существуют формы как нечленистые, или точнее, одночленистые, так и членистые, а во второй — только нечленистые формы. Возьмем какого-нибудь бесполостного червя, напр., турбелларию (рис. 146), принадлежащую к под-

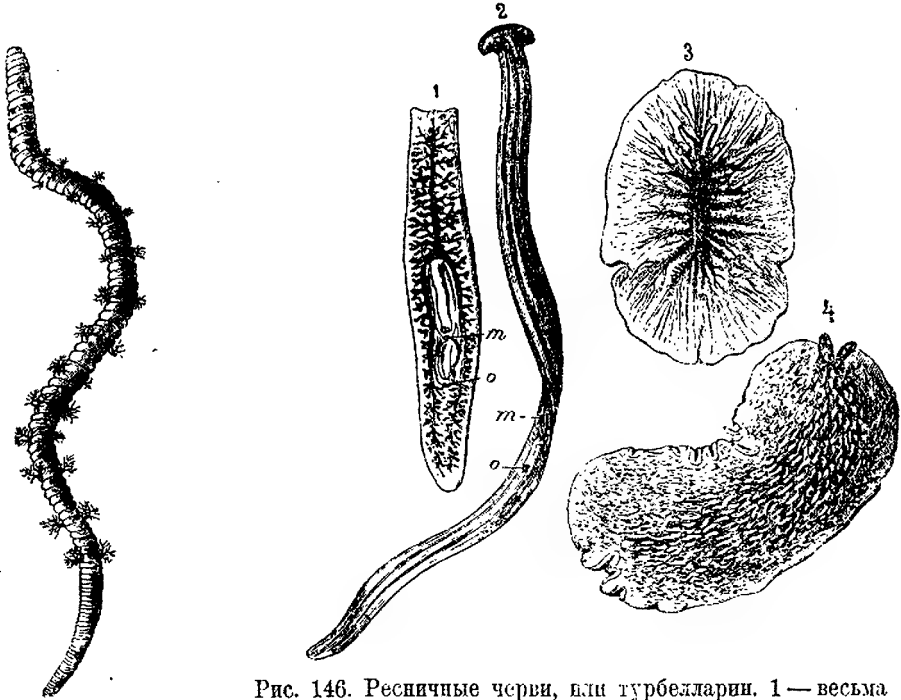


Рис. 145. Кольчатый червь *Agonicola piscatorum*. Из Шиплея.

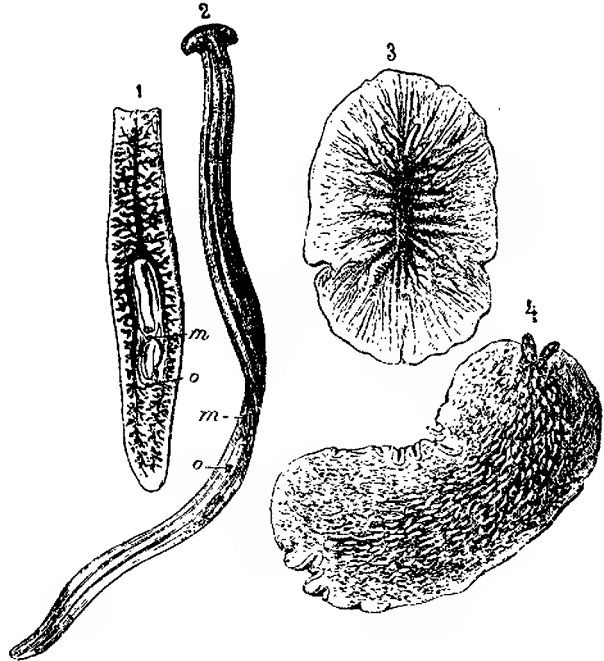


Рис. 146. Ресничные черви, или турбеллрии. 1 — весьма обыкновенная в наших водах турбеллрия *Dendrocoelum lacteum*. m — рот, ведущий в длинную глотку, за которой следует трехраздельный ветвистый кишечник; o — половое отверстие; увеличено вдвое. 2 — тропическая наземная турбеллрия *Viralum*. m — рот; o — половое отверстие; в настоящую величину. 3 и 4 — морские турбеллрии: *Planocera*, немного уменьшенная, и покрытый сосочками *Thysanozoon*, в настоящую величину.

типу плоских червей (*Platodes*), составляющих весьма своеобразную группу и получивших название за свою сплюснутую в направлении от спины к брюху (дорсовентрально) форму тела. От прочих плоских червей турбеллрии легко отличимы по присутствию ресничек на наружной поверхности эктодермы, покрытой тонкой кутикулой, и почти всегда свободному образу жизни, тогда как прочие плоские черви не имеют ресничек, тело их одето простым кутикулярным покровом и они ведут паразитический образ жизни. Другую группу плоских червей составляют паразитические сосальщики — *Trematodes*, которые от турбеллрий отличаются в сущности во взрослом состоянии едва ли не одним только отсутствием ресничного покрова и еще некоторыми признаками, стоящими в зависимости от их образа жизни.

Влияние этого последнего сказалось особенно ясно на третьей группе плоских червей — ленточных, или Cestodes. Большинство имеет длинное, лентовидное, членистое тело (рис. 147), а главное, все они утратили кишечный канал и всасывают пищу, находящуюся ими в изобилии в кишечнике хозяина,

посредством всей поверхности своего тела. Но нас интересует не разнообразие форм плоских червей, а общая их архитектура. Если сделаем разрез через тело плоского червя, напр., турбелларии (рис. 148), то между эктодермой и выстилающей полость

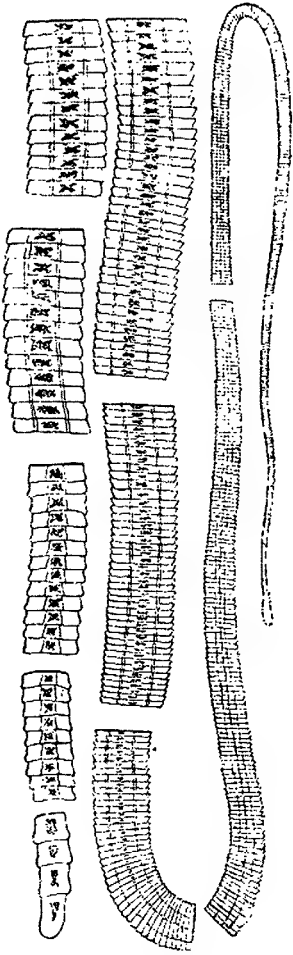


Рис. 147. Лентец широкий (*Bothrioccephalus latus*), паразитирующий в кишечнике человека. Представлены различные участки весьма длинного тела. В задних члениках просвечивает темная, переполненная яйцами матка. По Лейкарту из Гатчека.

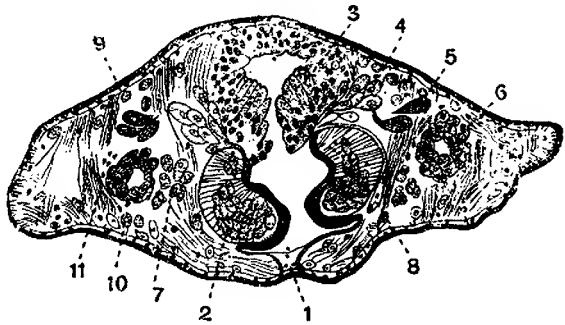


Рис. 148. Поперечный разрез через тело турбелларии *Mesostoma ehrenbergii*. 1 — рот; 2 — глотка с мускулистыми стенками и одноклеточными железами в стенке; 3 — стенка кишечника (энтодерма); 4 — слюнные железы, открывающиеся в глотку; 5 — клетки, содержащие рабдиты, палочкообразные тельца, подобные трихоцитам инфузорий и стрекательным пузырькам *Coelenterata*; 6 — части половых органов, вырабатывающие клетки, богатые питательным материалом, или желтком, и идущие на питание зародыша (желточники); 7 — семенники; 8 — нервный ствол; 9 — покровы (эктодерма); 10 — пигментные клетки; 11 — мускулы, идущие от спинной поверхности к брюшной (дорсо-вентральные). По Граффу.

кишечника энтодермой будет залегать мощный слой соединительной ткани, мышц, и никакой полости между экто- и энтодермой не наблюдается. Однако между ними залегают органы, в которых могут

быть ясно выраженные полости, это — половые органы. Если разрежем ленточного червя, то у него не найдем и следа кишечной полости (рис. 149), и все полости, видимые на разрезе, принадлежат половым органам. Впрочем, по бокам разреза мы видим еще два просвета, принадлежащих двум выделительным каналам. Вся совокупность тканей, лежащих между экто- и энтодермой, именно соединительная и мышечная, — может быть рассматриваема, как мезодерма, или средний пласт,

червя¹⁾. Таким образом, плоские черви являются представителями бесполостных, или паренхиматозных червей (*Ascoelia*). Если сравнить схему рис. 150, изображающую идеальный разрез кишечнополостного животного и схему рис. 151, изображающую идеальный разрез бесполостного червя, то увидим, что в том и другом случае между эктодермой и энтодермой залегает сред-

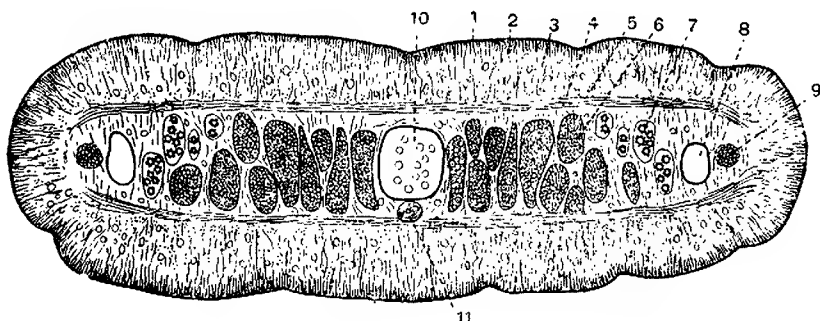


Рис. 149. Поперечный разрез через членик ленточного червя (*Taenia*). 1 — кутикула; 2 — лежащий под ней слой клеток; 3 — продольные мышцы; 4 — кольцевые мышцы; 5 — известковые тельца; 6 — яичник; 7 — семенники; 8 — перерезанный боковой канал выделительной системы; 9 — перерезанный продольный нервный ствол; 10 — матка; 11 — яйцевод. Из Шиндлера.

ний слой — мезенхима кишечнополостных и мезодерма бесполостных червей, которая, как показывает ее развитие (см. главу VI), представляет собой мезенхиму с присоединением к ней еще новых зачатков. Затем, в то время как у кишечнополостных половые клетки развиваются в экто-

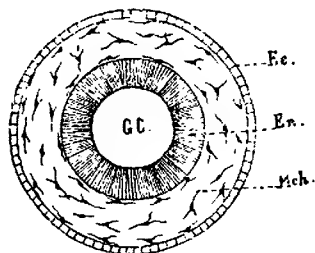


Рис. 150. Схема строения вышних *Coelenterata* (поперечный разрез). Ec — эктодерма; En — энтодерма; Mch — мезенхима; Gc — гастральная полость. По Гатчеку.

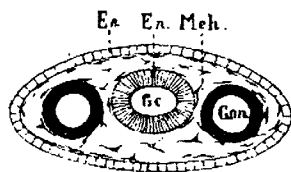


Рис. 151. Схема строения бесполостного червя (поперечный разрез). Ec — эктодерма; En — энтодерма; Mch — мезенхима; Gc — кишечная полость; Gon — половые полости, или гонады. По Гатчеку.

или энтодерме, у бесполостных червей в мезодерме залегают сложно устроенные органы в виде ряда полостей и протоков — половые. Половые части, в которых развиваются половые клетки, носят общее название гонад. Отметим, что у плоских червей мужские и женские половые органы развиваются

¹⁾ Впрочем, у низших турбелларий (*Triclada*), по мнению некоторых (Hallez), эктодерма и средний пласт являются еще не вполне обособленными и должны быть рассматриваемы как один общий пласт, сходный (не по строению, а по значению) с эктодермой гидры и др.

в громадном большинстве случаев на одной особи, т.-е. они являются гермафродитами.

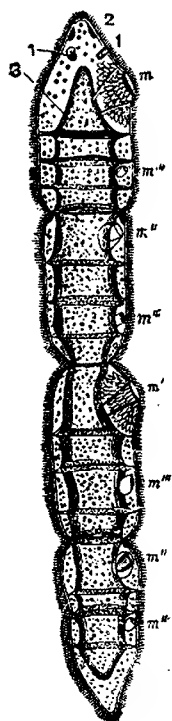


Рис. 152. *Microstoma lineare*. Путем последовательного деления образовалась цепочка из 16 особей, из конх 8 уже образовали ротовые отверстия (m). Сначала одна особь первого порядка делится пополам, задняя образует новый рот (m'); затем каждая из этих двух снова делится пополам, и задние две образуют новые рты (m''); каждая из особей этого порядка снова делится пополам, при чем задние образуют рты (m''') и т. д., до 16 особей. Таким образом порядок появления этих особей совершенно иной, чем членков ленточной глисты. 1—мерцательные (обонятельные) ямки; 2—глазки; 3—кишечник. По Граффу.

Можно указать на некоторых турбелларий, которые при размножении делением образуют цепочки из 16 особей (рис. 152), но только цепочки эти потом распадаются на самостоятель-

Таким образом из плоских червей турбелларий и сосальщики являются одночленистыми, а большинство ленточных — многочленистыми. Членистость этих форм (рис. 147) состоит в том, что за передним, утолщенным концом, — головкой, или точнее сколексом (scolex), несущим присоски, прицепки и заключающим сложную систему нервных узлов, — тянется ряд постепенно возрастающих в величине члеников, или проглоттид, отделенных друг от друга перетяжками и имеющих каждый свою систему половых органов. Впрочем, перетяжек этих может и не быть, и тогда членистость выражается в том, что половые

Членистость бесполостных червей.

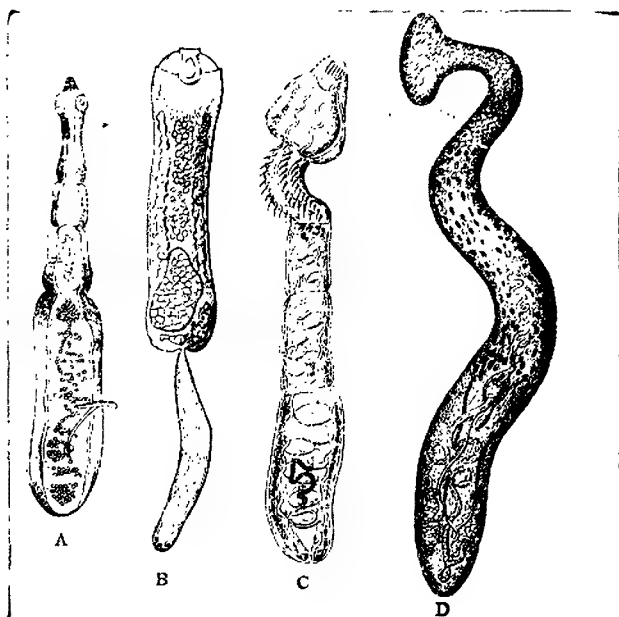


Рис. 153. Малочленистые ленточные глисты: А — *Taenia echinococcus* (увелич. 12 раз); С — *Echinobothrium typus* (увелич. 10 раз.). Нечленистые (одночленистые) ленточные глисты: В — *Archigetes sieboldii* (увелич. 60 раз); D — *Caryophyllaeus mutabilis* (увелич. 5 раз). По Галебу.

органы повторяются на протяжении ленты. Молодые членики образуются непосредственно за сколексом, представляющим наиболее старую часть червя, а более зрелые, по мере созревания, переполняются яйцами, обыкновенно отрываются и служат для заражения других особей.

По отношению к ленточным червям было высказано Геккелем (Haeckel, 1886), предположение, что каждый членик ленточного червя может быть сравнен с отдельной особью, и что членистость их в сущности является колоннальностью. Действительно, зрелые отделившиеся проглоттиды могут жить довольно долго и двигаются, обращая передний край членика вперед, т.-е. сохраняя то же положение, как и в целой ленте.

ных особей, а у ленточных червей они все остаются в связи и в значительной мере теряют свою самостоятельность. Эта гипотеза, однако, стоит в противоречии с нахождением ряда переходных форм, показывающих нам, как ленточные черви возникли, вероятно, из похожих на сосальщиков нечленистых червей в роде *Amphilinea*, *Caryophyllaeus*, *Archigetes* (рис. 153), *Gyrocotyle* (Haswell, 1902), и др., затем перешли к формам с повторяющимися половыми органами, как *Ligula*, *Triaenophorus*, но без внешней членистости, и наконец в типичных членистых ленточных червей (рис. 147)¹⁾. Во всяком случае, членики у ленточных червей нарастают на переднем конце, а у прочих членистых червей и вообще членистых животных — на заднем, так что членистость тех и других — явления различного порядка. Ланг высказал предположение, что членистость ленточных червей составляет результат своего рода преждевременной регенерации, а именно при перистальтическом сокращении кишок, в которых обыкновенно живут ленточные глисты, задний конец тела отрывался, и следовала регенерация заднего конца. При повторности этого процесса регенерации могла происходить и ранее отрывания заднего конца и в таком случае вела к образованию членистой цепочки.

Отметим, что в тех случаях, когда происходит образование цепочек у простейших (см. стр. 167), напр., у инфузорий, грегари и др., передняя клетка обычно большей величины и, подобно сколеку, отделяет от себя на заднем конце новые клетки, хотя и клетки цепочки тоже иногда не лишены способности делиться. Но во всяком случае, порядок образования члеников у ленточных, будучи отличен от такового у турбелларий (рис. 152), одинаков с таковым у простейших.

Если обратимся к другой группе червей, большинство которых тоже является паразитическими, и которые за их струновидную форму тела получили название круглых — *Nematodes* (напр., детская и лошадиная глисты, или аскариды, острица (рис. 154), трихина и др.), то при вскрытии (рис. 155) и на поперечном разрезе (рис. 156) такого червя мы увидим, что между стенкой кишечника и наружной стенкой тела, к которой непосредственно прилежит слой своеобразной мускулатуры (см. стр. 133), находится полость тела, в которой и помещены половые органы. Таким образом, круглые глисты, а равно и некоторые другие формы, как, напр., весьма обычные в наших водах коловратки, принадлежат к червям полостным и называются первично-полостными (*Protocoelia*).

Если обратимся к другой группе червей, большинство которых тоже является паразитическими, и которые за их струновидную форму тела получили название круглых — *Nematodes* (напр., детская и лошадиная глисты, или аскариды, острица (рис. 154), трихина и др.), то при вскрытии (рис. 155) и на поперечном разрезе (рис. 156) такого червя мы увидим, что между стенкой кишечника и наружной стенкой тела, к которой непосредственно прилежит слой своеобразной мускулатуры (см. стр. 133), находится полость тела, в которой и помещены половые органы. Таким образом, круглые глисты, а равно и некоторые другие формы, как, напр., весьма обычные в наших водах коловратки, принадлежат к червям полостным и называются первично-полостными (*Protocoelia*).

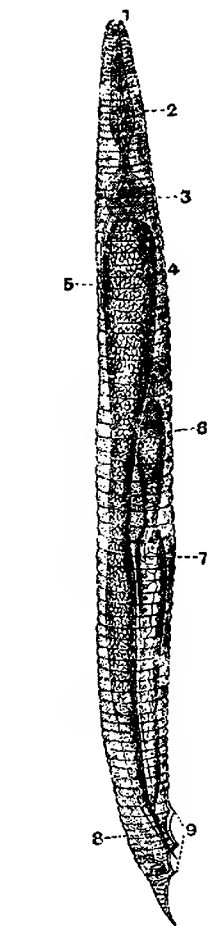


Рис. 154. Круглый червь—острица (*Oxyuris*). Один вид живет в задней кишке человека. 1—рот; 2—пищевод с мускулистым расширением (3); 4—кишечник; 6—семенник; 7—семяпровод; 8—заднепроходное отверстие с сосочками (9) кругом. По Галебу.

¹⁾ Впрочем, некоторые производят ленточных глист непосредственно от турбелларий, минуя сосальщиков, а вышеперечисленные нечленистые формы рассматривают, как произошедшие от членистых путем т. наз. неотении (см. главу V), т. е. достижения половой зрелости еще в стадии нечленистой личинки, и через обособление такой личинки в самостоятельную форму (Lönnerberg, 1897; Spengel, 1905).

Если сделаем разрез через какого-нибудь высшего червя, напр., из звездчатых червей, иначе гефирей (*Gerphurei*) (рис. 158), или кольчатых, иначе аннелид (*Annelida*) (рис. 159), то у них между энтодермой кишечника и стенкой тела, образованной также из эктодермы и прилегающего слоя соединительной ткани и мышц, находится тоже полость, но стенки ее выстланы

Черви вторично-полостные.

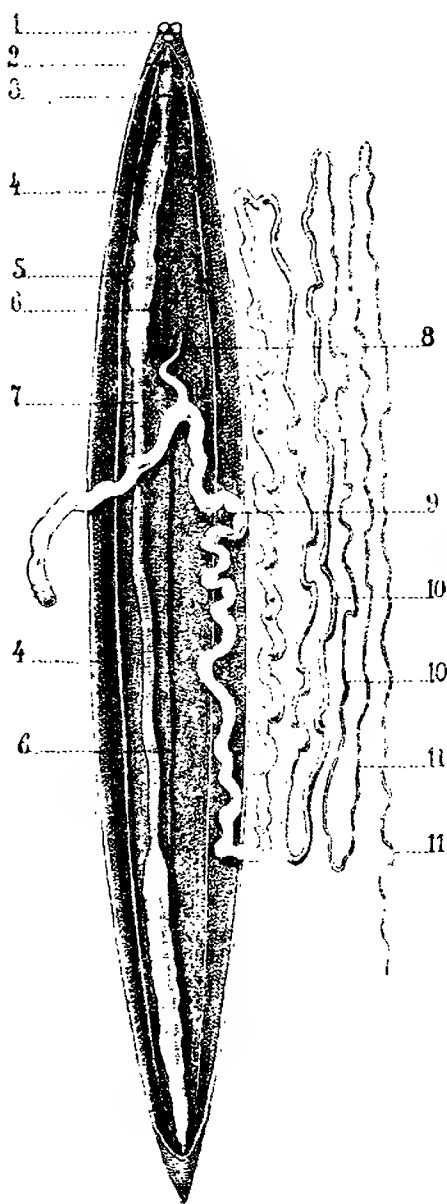


Рис. 155. Вскрытая самка аскариды (*Ascaris lumbricoides*). 1 — рот, окруженный тремя бугорками; 2 — окологлоточное нервное кольцо; 3 — пищевод; 4 — каналы выделительной системы; 5 — фагоциты; 6 — брюшной нервный ствол; 7 — кишечник; 8 — выводная часть женских половых органов; 9 — 11 — половые органы правой стороны. С левой стороны большая часть половых органов отрезана.
Из Л. и В. Шимкевич.

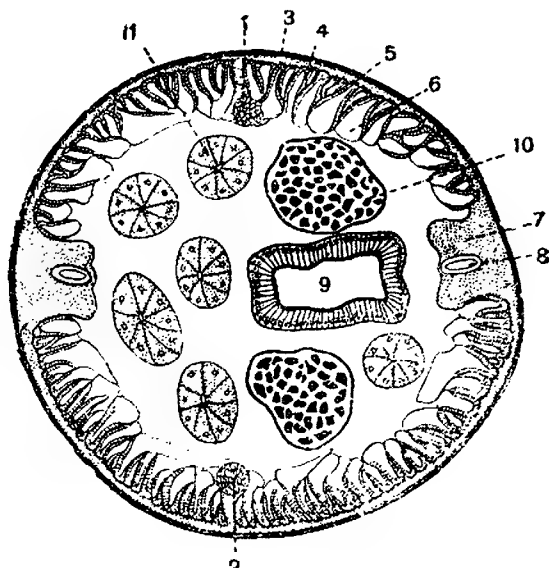


Рис. 156. Поперечный разрез через тело первично-полостного червя — аскариды (*Ascaris*). 1 и 2 — спинной и брюшной нервный шнур; 3 — кутикула; 4 — подкутикулярный слой; 5 — мышечные клетки с пузыревидными продолжениями (6) в полость тела (стр. 137); 7 — выступы подкутикулярного слоя, в которых залегают боковые каналы выделительной системы (8); 9 — кишечник (энтодерма); 10 — матка, наполненная яйцами, и 11 — яйцники, неоднократно перерезанные вследствие того, что они имеют форму двух длинных извитых трубок. Из Шинкеля.

эпителием, или цёлотелием, которого не было в полости тела круглых и других первично-полостных червей (рис. 156). Эта полость, обыкновенно состоящая из правого и левого участка, называется вторичной полостью тела, или цёломом (*coeloma*), а животные, ее имеющие, называются вторично-полостными (*Coelomata*). У таких червей мы обычно

венно не видим обособленных половых полостей внутри целома, а половые клетки назревают на стенках самого целома.

Таким образом, у первично-полостных форм в среднем пласте имеется первичная полость тела, но лишенная эпителия, при чем часть среднего пласта отходит к наружной стенке тела, а часть может отходить к вну-

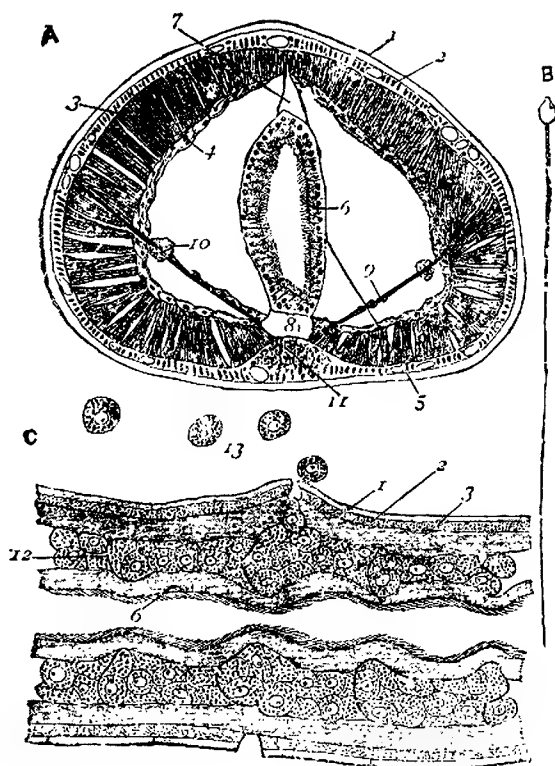


Рис. 157. Кольчатый червь *Polygordius nearoptitanus*. А—поперечный разрез самца. В—живчик; С—горизонтальный (параллельный спинной и брюшной поверхности) разрез самки. 1—кутикула; 2—эктодермический эпителий; 3—продольные мышечные ленты; 4 и 5—эпителий вторичной полости тела (coelom), или целотеллий; 6—ресничная энтодерма; 7 и 8—спинной и брюшной кровеносные сосуды, лежащие в мезентериях, разделяющих полость тела на правую и левую половины; 9—мускулы, пересекающие полость тела наискось; 10—семенники; 11—брюшная нервная цепочка; 12—диссепименты; 13—яйца, выходящие через отверстие сегментальной трубки наружу. Из Шинля.

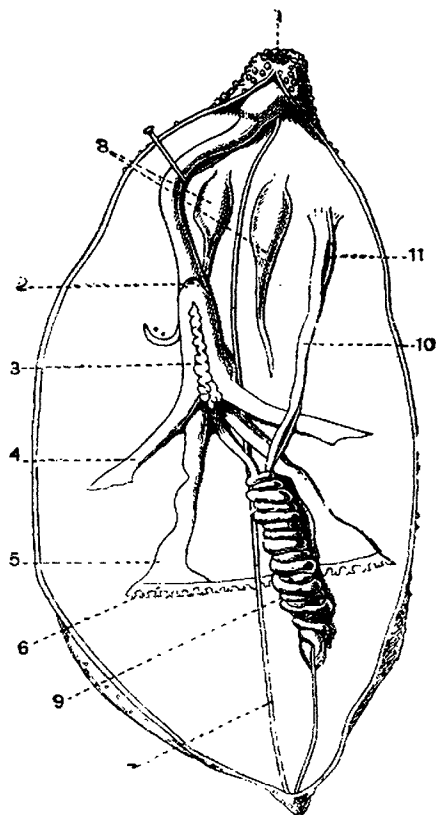


Рис. 158. Вскрытый вторично-полостной червь *Phrynosoma*, для показания полости тела, в которой лежат органы. 1—отверстие, образованное краями втянутого переднего конца тела, на котором лежит рот; 2—местоположение головного ганглия; 3—спинной кровеносный сосуд; 4 и 5—четыре мускула ретрактора, втягивающих переднюю часть тела внутрь; 6—половые органы; 7—брюшной нервный ствол; 8—выделительные органы; 9—завиток кишечника; 10—задняя кишка, которая, как и выделительные органы, открывается у переднего конца тела; 11—мышцы. Из Шиндлера.

треним органам. У вторично-полостных полость тела имеет эпителий и по природе отличается от первичной. У первично-полостных в полости залегают половые органы, у вторично-полостных — половые клетки назревают на стенках полости тела. Как у первично-полостных, так и у вторично-полостных средний пласт представляет настоящую мезодерму, т. е. мезен-

химу с присоединением к ней еще новых зачатков, или мезобласта. Так как из этих зачатков у вторично-полостных развивается эпителий целома с его производными, то иначе их называют целобластом (Давыдов, 1914), несмотря на то, что эти зачатки есть и у таких форм, у которых целома еще нет, а именно у бесполостных и первично-полостных червей. Таким образом, под мезодермой двусимметричных форм надо разуметь совокупность мезенхимы, соответствующей таковой кишечно-полостных, и мезобласта, приобретенного двусимметричными животными.

Если вскрыть нечленистого вторично-полостного червя, напр., представителя гефирей (рис. 158), то окажется, что все внутренние органы его лежат в одной общей, выстланной эпителием полости. Однако, в эмбриональном состоянии у всех вторично-полостных, а во взрослом у многих, эта полость разделена на две половины (рис. 157, А): правую и левую. Эти половинки, обрастая кишечник, сближаются и сталкиваются на спинной и брюшной стороне по срединной линии. Между эпителием полости тела и прочими органами, а равно и между соприкасающимися двумя эпителиальными пластинками со-

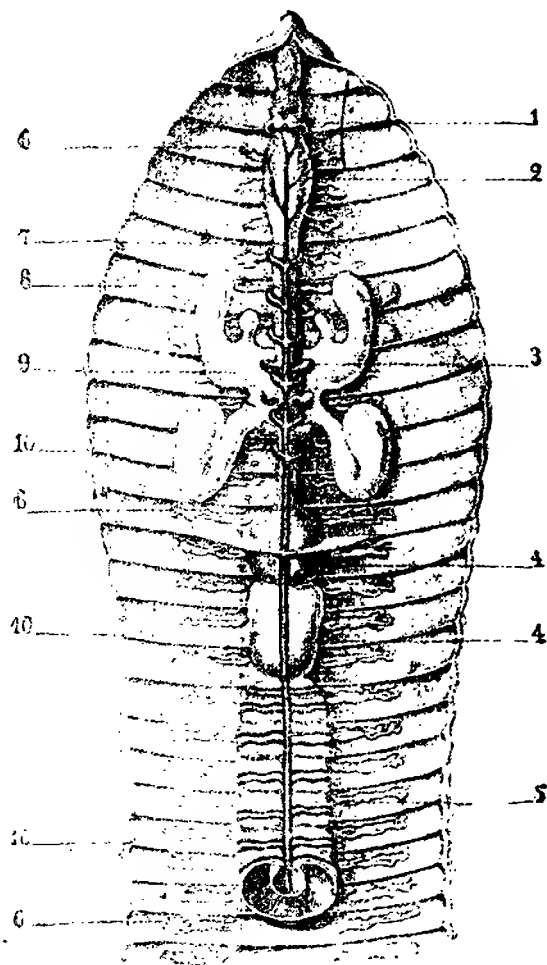


Рис. 159. Вскрытый, дождевой червь. 1 — головной ганглий; 2 — глотка; 3 — железы, выделяющие известь; 4 — два отдела зоба; 5 — кишка, сзади перерезанная; 6 — сегментальные органы; 7 — спинной кровеносный сосуд; 8 и 9 — половые органы; 10 — диссепименты.
Из Л. и В. Шимкевич.

седних участков полости тела почти всегда имеется прослойка из мезенхимы в виде соединительной ткани, мышц и т. п. Таким образом на спинной и брюшной стороне вторично-полостных форм имеется срединная пластинка, состоящая внутри из мезенхимы, а снаружи из целотелия, или целомического эпителия (рис. 157, А и рис. 160, А). Эти пластинки, называемые мезентериями, прикрепляются одним краем к стенке тела, а другим к стенке кишечника, так что последний оказывается

на них подвешенным. У многих форм мезентерии могут атрофироваться на некотором протяжении или совсем, при чем правая и левая половины целома приходят между собой в сообщение. Обратившись к членистым вторично-полостным червям, увидим, что их полость тела поделена в продольном направлении, по большей части соответственно наружным перетяжкам, на симметрично расположенные справа и слева участки (рис. 160, В). Соседние участки при этом сближаются своими передними и задними эпителиальными стенками, и стенки эти, вместе с прослойкой мезенхимы, заключенной между ними, образуют ряд поперечных перегородок, идущих от стенки тела к кишечнику и разделяющих целом в продольном на-

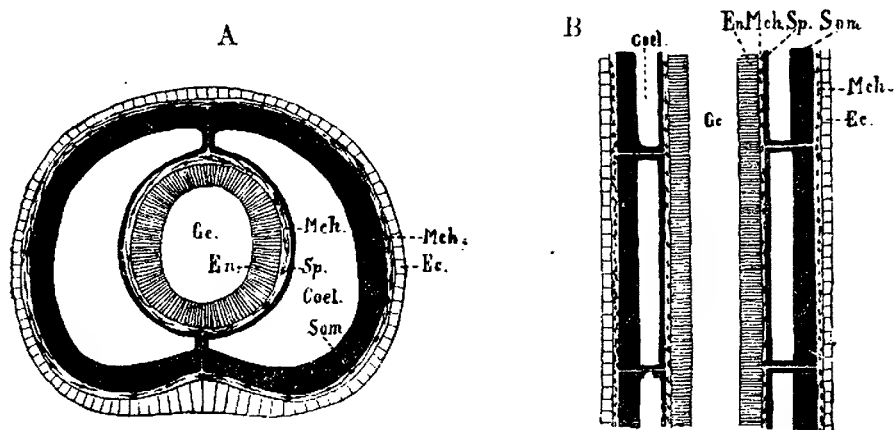


Рис. 160. Схема строения вторично-полостных червей. А — поперечный разрез, В — продольный разрез через членистого червя этого типа. Ec — эктодерма; Mch — мезенхима; Som — часть мезобласта, прилегающая к стенке тела; Coel — вторичная полость тела; Sp — часть мезобласта, прилежащая к кишечнику; Ep — энтодерма; Gc — кишечная полость. По Гатчеку.

влении на двойной ряд участков. Эти перегородки носят название диссепиментов и тоже могут атрофироваться у некоторых форм, вследствие чего между отдельными лежащими друг за другом участками целома может установиться непосредственное сообщение. В отличие от плоских червей молодые членики у кольчатых червей, а также и при развитии прочих двусимметричных животных, появляются не около головы, или иначе головной лопасти, а назад, около заднего участка тела, или хвостовой лопасти.

Организация
плоских чер-
вей.

Остановимся несколько на организации плоских червей, поскольку это необходимо для выяснения их происхождения, а это последнее проливает свет на происхождение двурядной симметрии вообще.

Их нервная система, как и таковая большинства нечленистых червей, представляет собою обыкновенно одно простое или двулопастное скопление, лежащее на переднем конце тела и называемое головным ганглием (рис. 161 и 164). От него отходят нервы к органам чувств, лежащим на голове, и кроме того обыкновенно два ствола, тянущихся вдоль тела по брюшной стороне его, часто соединенных перемычками и дающих нервы к большинству органов. Нервные клетки находятся как в ганглии, так и в стволах. Однако, встречаются и другие формы нервной системы.

Так, у некоторых турбулларий (Polyclada) головной ганглий лежит несколько отступя от переднего конца тела, и от него отходит несколько стволов, расходящихся радиально

во все стороны и обыкновенно связанных между собой перемычками. Два задних ствола обыкновенно длиннее и толще прочих (рис. 162).

Из органов чувств, развитых только у свободно живущих форм, имеются просто устроенные и расположенные на переднем конце тела глазки, но также имеется иногда

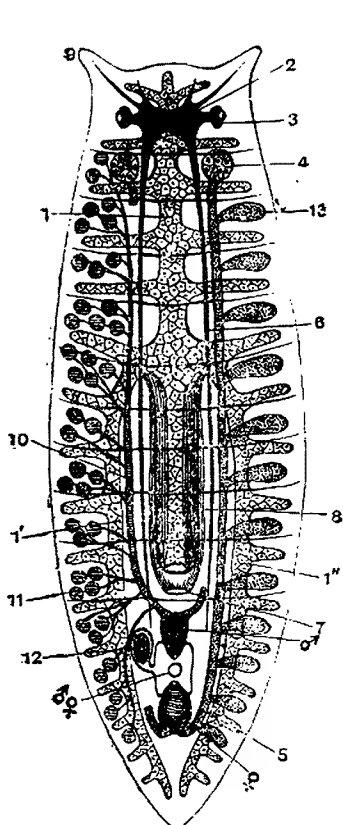


Рис. 161. Организация турбелларии отряда Tricladida. 1, 1', 1''—три ветви кишечного канала (одна передняя и две задних); 2—головной ганглий; 3—глазки; 4—яичник; 5—яйцевод; 6—продольный нервный ствол; 7—рот, лежащий ближе к заднему концу; 8—глотка; 9—щупальца; 10—семяпровод; 11—семенники; 12—матка; 13—желточник; 14—женский совокупительный аппарат, открывающийся в ту же полость, как и мужской (♂), а эта полость уже открывается наружу общим отверстием (♂♀). По Граффу.

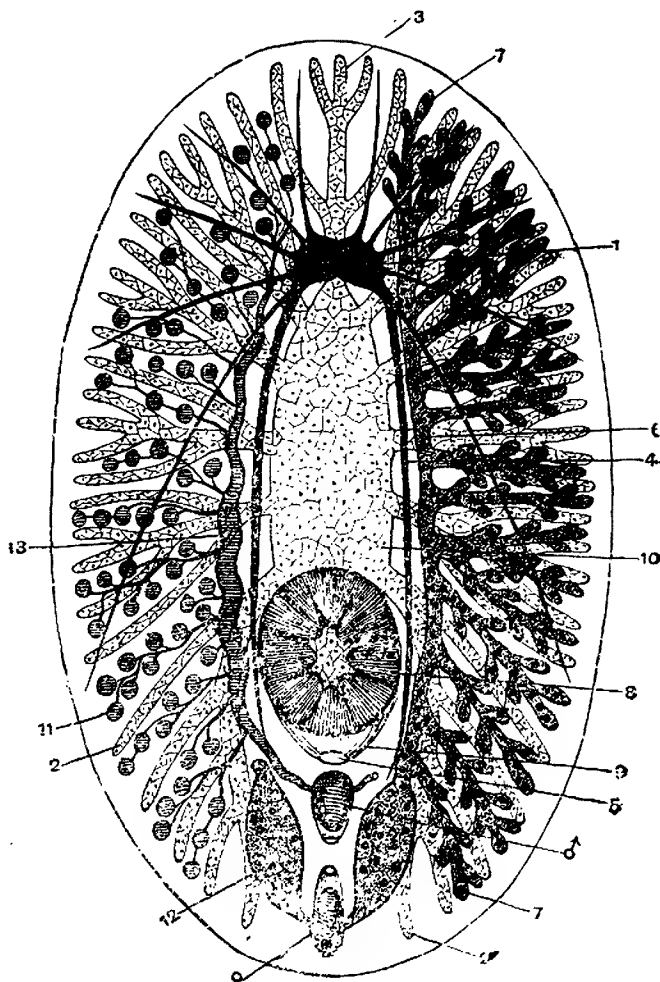


Рис. 162. Схема строения турбелларии отряда Polyclada. 1—головной ганглий; 2—боковые ветви кишечника; 3—передняя ветвь его; 4—нервные продольные стволы; 5—рот; 6—яйцевод; 7—части личинки; 8—глотка; 9—углубление эктодермы, в которое втягивается глотка; 10—средняя часть кишечника; 11—семенники; 12—матка; 13—семяпроводы; 14—мужской совокупительный орган; 15—женский совокупительный орган, открывающийся независимо от первого (ср. рис. 161). Слева удалены яичники, справа—семенники. По Граффу.

и статодист. Замечательно при этом, что он всегда непарный и расположен на спинной стороне над головным ганглием.

Пищеварительные органы плоских червей, если они развиты, начинаются ротовым отверстием, которое у некоторых турбелларий, может лежать не на переднем конце, а посредние на брюшной стороне или даже ближе к заднему концу (рис. 146, 161, 162). Ротовое отверстие ведет в глотку, образованную, подобно глоточной трубке сифополи-

пов, вляченной эктодермой. Эта часть кишечника в эмбриологии носит название передней кишки (stomodaeum). Она может иногда обладать способностью выпячиваться в виде хобота и вообще снабжена сильной мускулатурой. В нее открываются часто многочисленные одноклеточные железы, называемые не совсем правильно слюнными (рис. 148). За этой частью следует энтодермическая средняя кишка (mesenteron), часто ветвистая, снабженная слепыми отростками и оканчивающаяся слепом, т.е. никогда не имеющая заднепроходного отверстия (рис. 161 и 162)¹⁾. Эта часть служит для переваривания пищи, а ее эпителий часто сохраняет способность к внутриклеточному пищеварению.

У плоских червей впервые у Metazoa мы встречаемся с выделительной, или экскреторной системой. Эта система представляет собой непарный канал, или два парных, или наконец несколько пар каналов, открывающихся чаще всего при помощи небольшого расширения или пузыря

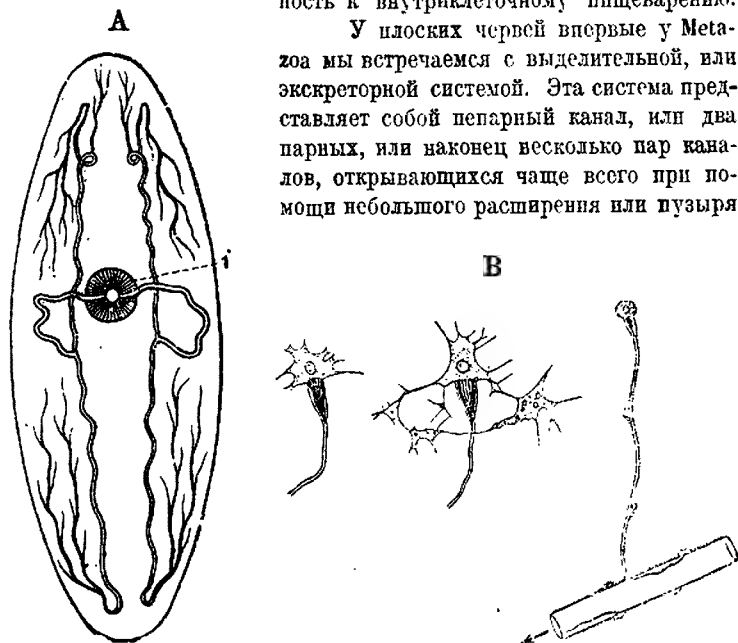


Рис. 163. А — выделительная система турбелларии *Mesostoma ehrenbergii*. 1 — глотка, в которую открываются выделительные каналы около самого ротового отверстия. По Граффу. В — конечные воронки выделительной системы солитера, заткнутые ветвистой клеткой мезенхимы, стоящей в связи с другими клетками. С — конечная клетка, мелкое ветвление и выделительный сосуд в их взаимных отношениях. Обе схемы по Шинтеру.

на заднем конце тела наружу, или же открывающихся иначе, например, в глотку около рта (рис. 163, А), и снабженных многочисленными, часто анастомозирующими и образующими сеть разветвлениями (рис. 164). Мерцательный эпителий этих трубок прогоняет наружу просачивающиеся в них жидкие вещества из тканей тела. Конечные ветви таких органов, называемых протонефридиями, слегка расширены, так что напоминают воронку, но воронка эта замкнута обыкновенно одной большой клеткой с пучком склещенных мерцательных ресниц, или мерцательным пламенем, при чем пламя

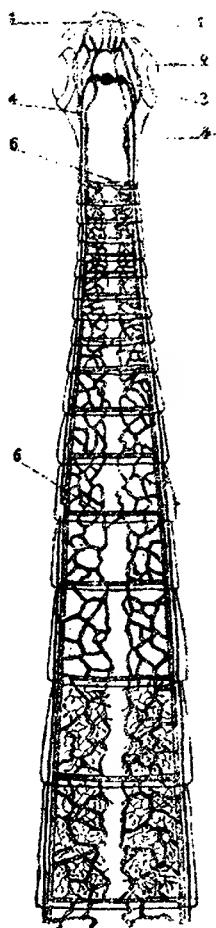


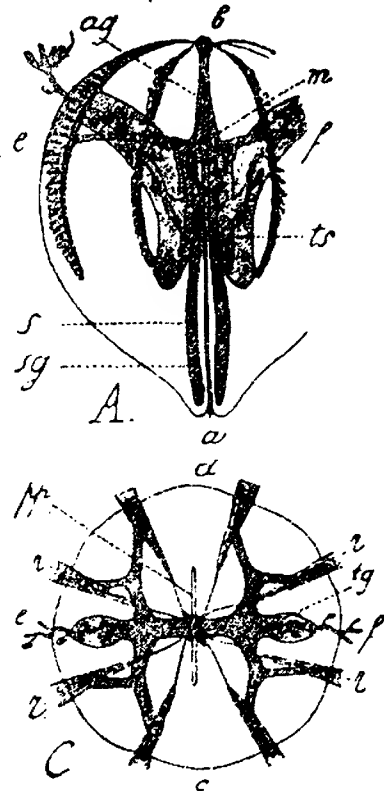
Рис. 164. Выделительная и нервная система лентеца. 1 — крючки; 2 — присоски; 3 — ганглий, находящийся на головке; 4 — боковые стволы нервной системы (нарисованы черным); 5 — перемычки, которыми соединяются боковые сосуды выделительной системы в головке; 6 — поперечные перемычки, которыми соединяются боковые сосуды выделительной системы в каждом членике. Выделительная система нарисована серым; ее мелкие разветвления изображены только в двух последних члениках. Из Л. и В. Шинкевич.

¹⁾ У некоторых сосальщиков (*Balfouria*, *Chaunoccephalus*) обе ветви вилкообразного кишечника открываются в пузырь экскреторной системы (Leiper, 1908; Odhner, 1910), но это сообщение морфологически заднему проходу не соответствует.

направлено в полость воронки и помогает своими движениями циркуляции жидкости в сосудах (рис. 163, В).

Громадное большинство плоских червей гермафродитно, и их женские гонады часто представляют уже описанное выше (стр. 174) разделение на две части: одну, вырабатывающую яйца, или яичники (ovaria), и другую, вырабатывающую богатые питательным веществом (желтком) клетки, служащие потом для питания зародыша, или желточники (vitellaria). В отличие от того, что мы видим у радиальных форм, для вывода половых продуктов служат особые, иногда весьма сложно устроенные половые протоки.

Наиболее вероятной гипотезой, объясняющей происхождение плоских червей, а вместе с тем и возникновение двурядной симметрии, является гипотеза Ланга (Lang, 1884). Между кишечно-полостными животными есть довольно своеобразная группа — гребневиков, или Stenophora (рис. 165). На нижнем полюсе животного находится ротовое отверстие, ведущее в глотку, выстланную, подобно таковой сцифополипов, эктодермой, и таким образом Stenophora представляют, подобно медузам, как бы перевернутого вниз ртом сцифополипа. Глотка переходит наверху в энтодермическую часть гастральной полости, разбивающуюся на сложную систему каналов и стоящую в сообщении с наружной средой при помощи четырех отверстий на аборальном полюсе, где помещается и сложно устроенный аборальный, или верхушечный, орган чувств, имеющий сходство по присутствию статолитов с статоцистами медуз и также играющий роль органа статического чувства. На поверхности имеется 8 ребер, или гребней, состоящих из вертикальных рядов мерцательных пластинок, при чем каждая такая пластинка соответствует горизонтальному ряду склеенных между собой мерцательных ресничек. Таким образом, в расположении этих гребней, а равно и проходящих под ними гастральных каналов, выражается явственно четырехрадиальная симметрия, хотя в то же время в расположении многих частей гастроваскулярной системы ясно выражена и двулучевая симметрия. Всего яснее она выра-



Происхождение плоских червей и двурядной симметрии.

Рис. 165. Гребневик *Stenophora plumosa*. — А — сбоку, С — сверху. а—b—главная ось; c—d—средняя линия, по которой можно разделить животное на правую и левую половины; e—f—боковая ось, соединяющая правую и левую стороны; g—глотка; h—желудочная полость; ag—аборальный канал гастроваскулярной системы, открывающийся отверстиями наружу; sg—каналы гастроваскулярной системы, идущие по бокам глотки; tg—каналы, идущие к основанию щупалец, втянутых во влагаллище (ts); rr—части сложно устроенного, лежащего на аборальной стороне аппарата, в коем помещен статолит; r—мерцательные ребра, или гребни. Из Ланга по Куну.

жается в присутствии у большинства *Stenophora* только двух длинных втяжных щупалец.

Если теперь обратимся к плоским червям (рис. 146), то у них часто рот лежит посредине брюшной поверхности или ближе кзади, а головной ганглий лежит не на переднем конце, а несколько отступя от него, на спинной стороне, где помещается и статоцист. Таким образом, брюшная сторона турбелларии должна быть сравнена с оральной стороной гребневика, а спинная — с аборальной. Рот ведет у турбелларий, как и у гребневиков, в эктодермическую глотку, за которой следует энтодермическая часть, обыкновенно ветвистая и не имеющая заднего прохода. У личинок некоторых турбелларий (из *Polyclada*) передняя ветвь кишечника, подобно каналам, отходящим от гастральной полости гребневиков, открывается временно наружу. В расположении нервной системы некоторых турбелларий (*Polyclada*) замечается тоже радиальное расположение, ибо от ганглия отходит во все стороны несколько лучей (иногда 8), из коих два задних наиболее длинны. Все эти лучи могут быть соединены концентрически расположенными перемычками. Нервная система гребневиков является повидимому, своеобразной, но можно думать, что у предков турбелларий такой ганглий с отходящими 8 лучами находился на аборальном полюсе, где помещался и статоцист, соответствующий аборальному органу чувств гребневиков. Гребневики — животные свободно-плавающие, турбелларии — ползающие по дну, и можно думать, что переход к ползанию сопровождался обособлением переднего и заднего конца, а равно оральная сторона стала брюшной, аборальная — спинной. Как ганглий, так и рот постепенно передвигались на передний конец, где сконцентрировывались органы чувств: глазки, статоцист, чувствительные клетки, при этом две из радиальных ветвей нервной системы постепенно удлинялись и образовали два брюшных ствола. Наконец, было высказано предположение, что протонефридии низших червей представляют собой видоизменение гребней *Stenophora* (Krumbach, 1921). Гребни эти могут втягиваться внутрь в виде желобков, которые, смыкая свои края, являются в сущности трубками, а мерцательные пластинки обнаруживают некоторое сходство с мерцательным пламенем протонефридиев (стр. 200).

У одной сидячей ктенофоры (*Tjalfiella* см. ниже), имеющей гребни лишь в молодости, они, повидимому, отчасти сохраняются в верхней части, именно в виде мерцательных с наружными отверстиями каналов. Действительно, протонефридии червей при развитии возникают из эктодермы, но все-таки это сравнение требует разработки.

Эта гипотеза нашла подтверждение, во-первых, в эмбриологии некоторых турбелларий (*Polyclada*), у которых весьма рано выражается четырех радиальное расположение элементов дробящегося яйца, а во-вторых, в существовании ряда переходных форм, соединяемых теперь под именем *Platyctenida* (Mortensen, 1912). Из них первой по времени нахождения стала известной *Coeloplana metschnikovi*, открытая Ковалевским (1866) в Красном море (рис. 166); другой вид — *C. gonostena* найден в Китайском море (Krenpf, 1920). Среди ктенофор вообще есть тенденция перейти к ползанию. Так

найденная Коротневым (1882) у Зондских островов *Stenoplana kowalevski* представляет ползающую ктенофору, сохранившую главнейшие характерные для ктенофор органы и даже слабо развитые гребни, но последние могут втягиваться в желобковидные углубления покровов, а отходящие от гастральной полости каналы не представляют уже такой правильности расположения, как у настоящих ктенофор ¹⁾. Форма, найденная у берегов Японии Абботом (Abbot, 1907), хотя и отнесена им к р. *Coeloplana*, но очень близка к ктенофорам р. *Cydippe*, от которых мало отличается и по расположению гастроваскулярных каналов. Она не только обладает способностью к ползанию, но и имеет сплюснутую форму тела и утратила уже гребни. Следующий шаг представляет описанная Мортенсеном (Mortensen, 1911) *Tjalfiella cristoma*, поселяющаяся на колонии сцифополинов *Umbellula*, но питающаяся мелкими ракообразными и др. Она прикрепляется углубленной внутрь частью оральной поверхности, соответствующей нижней поверхности диска медуз (*subumbrella*) (Krempf, 1920). Средняя часть отверстия, ведущего в полость, ограниченную этой поверхностью, и принятого первоначально за гигантский рот, служит для прикрепления, а боковые трубчатые части — для приема пищи. Она имеет гребни и хорошо развитый аборальный орган только в молодости, а потом у нее сохраняется равномерный ресничный покров лишь на нижней стороне тела, которой она вероятно ползает, и аборальный орган упрощается. Щупальца, в плоскости которых тело животного вытянуто, сохраняются, как у всех *Platyctenida*, но часть гастральных каналов у взрослой формы уже ветвится. Наконец, последний шаг делает в этом направлении *Coeloplana* (рис. 166), которая скорее представляет ползающую турбелларию, с находящимися на брюхе ротным отверстием и непрерывным мерцательным покровом. Тело ее сплюснуто подобно телу плоских червей, но у нее сохранились два втяжных щупальца. Рот ведет в 4-лопастное расширение, от коего отходят многочисленные, образующие между собой сеть ветви. На аборальной стороне есть статодист, окруженный венчиком мелких щупалец ²⁾. Вероятно все *Platyctenida*, как и *Steno-*

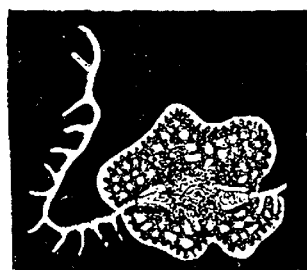


Рис. 166. *Coeloplana nietschikovi*. По Ковалевскому из Брандта.

¹⁾ Установить сравнение между различными частями гастроваскулярной системы ктенофор и таковыми большинства *Platyctenida* не всегда возможно.

²⁾ Уиллей (Willey, 1896), нашел половозрелую форму *Stenoplana* (с мужскими продуктами) и утверждает, что у нее половые продукты, в отличие от *Stenophoga*, у которых они падают в гастральные каналы, выходит через несколько отверстий, находящихся на аборальной стороне, наружу. Точно так же Кремпф (Krempf, 1920), нашедший половозрелую форму *Coeloplana gonosteta*, оказавшуюся гермафродитной, как и *Stenophoga* вообще, описывает, что мужские гонады открываются наружу, хотя обособляются, как и у *Stenophoga*, от эпителия гастральной полости. Были описаны и другие формы, напоминающие *Platyctenida*. Так описанная Уиллеем *Heteroplana* представляет типичную

phoga, гермафродиты. Отметим также, что сравнение конфигурации тела гребневиков, *Platyctenida* и турбелларий приводит к тому заключению, что продольная ось тела турбелларий и всех двусимметричных форм соответствует оси, соединяющей у гребневиков и *Platyctenida* оба щупальца, так что эти щупальца, в сущности, должны быть рассматриваемы не как правое и левое, а как переднее и заднее.

Вопрос о происхождении двусимметричных ползающих плоских червей от радиальных свободно плавающих кишечноротовых можно считать в общем решенным, и можно думать, что главным стимулом к этому переходу явилась именно перемена образа движения. Теперь вопрос сводится к тому, можем ли мы считать прочих червей — потомками плоских.

Если бы ответ на этот вопрос был утвердительный, то гипотеза Ланга объясняла бы происхождение всех двусимметричных форм, но, повидимому, плоские черви представляют собой лишь побочную группу, не давшую дальнейшего потомства и заканчивающуюся ленточными глистами. Что же касается до происхождения прочих червей и двусимметричных форм, то решение этого вопроса надо искать иным путем.

В то время как плоские черви представляют довольно однообразную группу, прочие черви, наоборот, отличаются чрезвычайным разнообразием и притом не только в отношении полости тела и членистости. Между ними есть формы свободные и сидячие, одиночные и колониальные и т. д. У высших представителей появляются особые расположенные обыкновенно попарно на каждом членике придатки (параподии), служащие для движения и представляющие собой первый зачаток конечностей, а равно и разнообразные по форме и положению придатки, служащие для дыхания в воде, или жабры (рис. 145), хотя вообще говоря, черви дышат своими покровами.

Накожные покровы вместе с прилежащими к ним мышечными и соединительнотканными слоями, представляются более или менее обособленными. У немногих форм весь наружный эпителий, у иных только часть его, сохраняет мерцательный характер и одет тонкой, пронизанной ресничками кутикулой, тогда как у большинства мерцательные волоски удерживаются лишь на известных участках тела, особенно на органах, служащих для подгоняния

турбелларию, но вероятно, находящуюся в процессе регенерации, и потому ее левая сторона гораздо слабее развита, чем правая, а рот и головной ганглий сдвинуты вправо. Описанная Педашенко (1906) курьезная форма под именем *Dogiella* представляет собой, вероятно, лишь одну гастроваскулярную систему капалов обыкновенной *Cydrippe*, лишившейся главной студенистой массы своего тела и потому принявшей столь несвойственную ктенофорам форму в виде восьмиконечного креста (Mortensen, 1912). Описанная Давыдовым (1904) *Hydroctena salenskii*, представляющая собой гидромедузу с двумя щупальцами и абсорбальным органом чувств, вряд ли может считаться за предка гребневиков, которые по присутствию выставленной эктодермы глотки стоят ближе к сифополипам, нежели к гидронтам. Маас (Maas, 1904) предполагает, что Давыдов имел дело с личинкой медузы *Solmundella*, тоже имеющей два щупальца, а на абсорбальной стороне многослойную кучку клеток с ресничками на наружном слое (Woltereck, 1904), у молодых особей могущую углубляться в тело. Такую ямку легко можно принять за настоящий абсорбальный орган.

Организация
червей первично-полостных и вторично-полостных.

Кожный покров и мускулатура червей.

пищи ко рту и дыхания, а иногда мерцательных волосков нет вовсе, и выделяется плотный кутикулярный покров. Некоторые черви выделяют различного состава защитные трубки и раковины (рис. 167), напоминающие таковые моллюсков. Кроме упомянутой подкожной мускулатуры, имеются многочисленные мышцы в теле червей. У высших форм наиболее постоянными являются две пары продольных мускулов, из коих одна брюшная и одна спинная. Эти две пары продольных мышц настолько постоянны, что их гомологи существуют и у членистоногих, и у позвоноч-

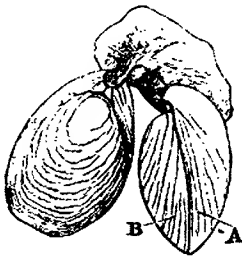


Рис. 167. Брахиопод, *Waldheimia stagnium*. А — брюшная, В — спинная створка. Из Шиплея.

ных — двух групп, являющихся потомками червей.

Нервная система у некоторых червей даже еще не вполне обособленная от эктодермы, на счет которой она и развивается, у низших форм мало отличается от таковой плоских червей. У нечленистых вторично - полостных червей (рис. 168, А) парный или двулопастной головной ганглий двумя перемычками, или комиссурами, охватывающими пищевод, соединяется с двумя брюшными стволами, сближающимися или даже сливающимися друг с другом и дающими от себя боковые нервы. В некоторых случаях эта система может в значительной мере упрощаться, иногда до степени головного ганглия с охватывающим пищевод кольцом и даже без кольца. У членистых червей (рис. 169) брюшные стволы представляют собой чередование

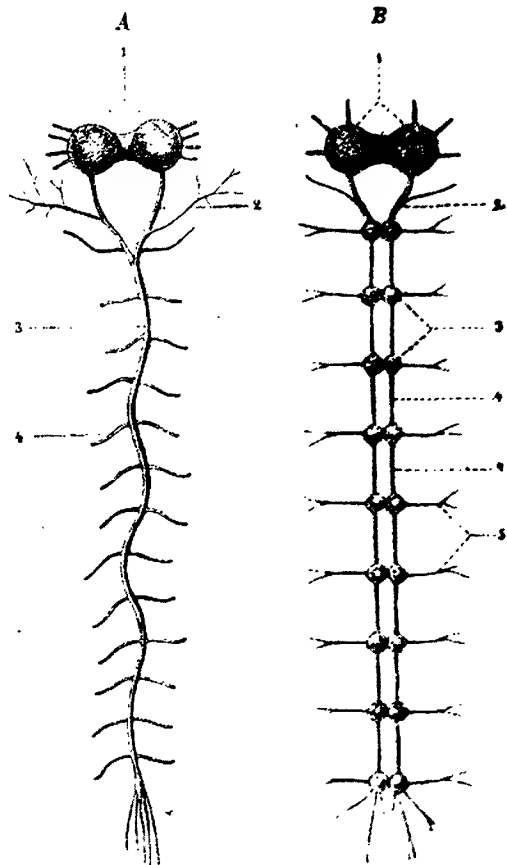


Рис. 168. А — нервная система нечленистого червя. 1 — двойной узел, лежащий на голове над глоткой и называемый головным, или надглоточным, с отходящими от него нервами; 2 — перемычки, соединяющие этот узел со стволом, лежащим на брюшной стороне животного, и лежащие по бокам глотки, почему они и называются окологлоточными; 3 — брюшной ствол; 4 — отходящие от него нервы. В — нервная система членистого червя. 1 — надглоточный узел; 2 — окологлоточные перемычки; 3 — ряд двойных узлов, лежащих на брюшной стороне и образующих брюшную цепочку; 4 — перемычки, соединяющие узлы брюшной цепочки друг с другом; 5 — отходящие от узлов нервы. Из А. и В. Шимкевич.

Нервная система червей.

вздутый, или ганглиев, в которых сосредоточены нервные клетки, и комиссур, состоящих из нервных волокон, при чем на каждый сегмент приходится одна пара ганглиев, соединенная поперечной перемишкой между собой. Часто оба ствола сближаются (рис. 168, В) или даже сливаются в один ствол, строение которого явно обнаруживает парность его происхождения. Нервы берут начало от ганглиев. Вся совокупность лежащих на брюшной стороне ганглиев и комиссур называется брюшной нервной цепочкой. Коммиссуры, соединяющие брюшные части с головным ганглием, лежащим на спинной

стороне, называются окологлоточными, так как, действительно, лежат по бокам глотки или, точнее, пищевода, который проходит таким образом в кольцо, образованное головным ганглием, этими коммиссурами и передним узлом брюшной цепочки. Головной ганглий поэтому называется надглоточным, а передний брюшной — подглоточным.

Органы чувств червей также совершеннее, чем у кишечно-полостных. В коже так же, как и у кишечно-полостных, встречаются чувствующие клетки, но эти клетки у некоторых форм уже образуют комплексы. Так, напр., у Capitellidae в промежутках между верхней и нижней ветвями каждого параподия находятся комплексы чувствующих клеток, которые называются боковыми органами и отправление которых неизвестно. По бокам головы у многих червей находится по ямке, выстланной частью мерцательными, частью чувствительными клетками. Эти ямки и считаются, как и ямки сцифомедуз и ресничных червей (рис. 152), обонятельными. Однако, говоря об органах чувств низших животных, мы переносим на них терминологию, заимствованную у высших форм и, надо сознаться, делаем это часто без особого основания, судя лишь по общему характеру того или другого

Рис. 169. Нервная система *Dinophilus*. N — головной или надглоточный ганглий; g^1 — g^5 — пять пар ганглиев брюшной цепочки, соединенных продольными и поперечными (an и st) комиссурами; psm — стволы, берущие начало от окологлоточных комиссур; n — внутренняя ветвь заднего главного нерва. По Шимкевичу.

органа. Несомненно, что водная жизнь должна была вызвать возникновение совершенно своеобразных органов чувств, непохожих на таковые наземных форм. Статоцисты у червей встречаются редко, почти в виде исключения, но глаза, сидящие по большей части, хотя не всегда, на голове в числе одной или нескольких пар, свойственны многим формам.

Глаза червей устроены довольно разнообразно, и высшую форму их представляют большие, сложно устроенные глаза некоторых свободно плавающих в верхних слоях моря форм, как семейство Alcyonidae (рис. 170). Представим себе, что глазок, который и у медуз часто имеет форму ямки, замкнется в полый, лежащий под кожей пузырек. Впрочем, у некоторых

Органы чувств
червей.



червей это замыкание неполное, и остается отверстие, сообщающее полость пузырьков с наружной средой. Более глубоко лежащая часть пузырька, к которой подходит нерв, при этом получает довольно сложное строение, при чем клетки ее снабжены палочковидными окончаниями, направленными внутрь пузыря и являющимися главными воспринимателями световых раздражений. Эта часть пузыря называется сетчаткой, или ретиной (retina). Полость пузыря наполнена светлой, прозрачной, преломляющей свет жидкостью, выделяемой особыми клетками пузыря (Hesse, 1899), а передняя стенка его, прилежащая к коже, делается прозрачной, как и соответствующее ей место накожных покровов, образованных слоем эпителия и наружным кутикулярным слоем. Эта прозрачная часть кожи называется наружной роговицей (cornea), а прозрачная часть пузыря — внутренней роговицей. Внутренняя роговица на своей вну-

тренней, обращенной в полость пузыря стенке выделяет прозрачное, бесструктурное, плотное, шаровидное тельце — хрусталик, или линзу (lens), главную преломляющую среду глаза. Между клетками ретины залегает пигмент, постоянно присутствующий в той или другой части глаза всех животных, как бы разнообразно эти глаза ни были устроены. Таким образом главная особенность такого глаза — появление линзы, которая, вместе с роговицей и жидкостью, находящейся в полости пузыря, играет роль преломляющей среды. Такой глаз, вероятно, может не только воспринимать световые раздражения, но и служить, хотя в слабой степени, для распознавания формы предметов. С этими же главными частями зрительного аппарата: воспринимающей частью, или ретиной, и рядом преломляющих сред — мы имеем дело у всех вышестоящих форм.

Впрочем, надо отметить, что безглазые черви, как и безглазые моллюски и другие животные, во многих случаях все-таки обнаруживают чувствительность к свету, а именно — к освещению и затемнению. Но эта особенность объясняется тем, что в коже их, вероятно, а в некоторых случаях даже и достоверно (стр. 73), находятся чувствующие клетки, способные воспринимать световое раздражение (Nagel, 1896, и др.).

В органах пищеварения, которые, кроме некоторых осложнений строения в области передней кишки, у членистых форм могут образовывать в каждом сегменте по паре слепых выступов в области средней кишки, отметим чрезвычайно важное отличие от того, что мы видели у плоских червей, а именно появление задней кишки (proctodaeum), подобно передней кишке (см. стр. 199), образованной тоже впяченной эктодермой и заканчивающейся обыкновенно

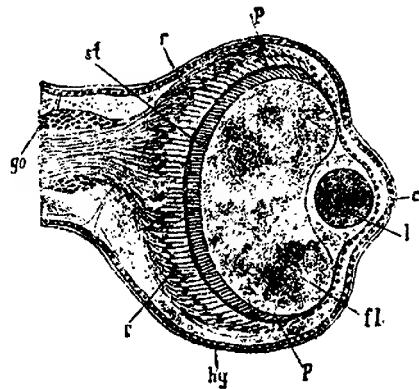


Рис. 170. Глаз кольчатого червя из семейства Alcyonidae в разрезе. hy — наружный эпителий кожи; c — роговица; l — линза; fl — жидкость в глазном пузыре; p — пигмент ретины; r — клетки ретины; st — палочки ретинальных клеток; go — ганглиозное вздутие нерва. По Карьеру из Ланга.

Органы пищеварения червей.

задним проходом (anus). Последний не всегда лежит на заднем конце тела животного. У сидячих, живущих в илу и других червей он может сближаться с ротовым отверстием и помещаться на спинной стороне или даже на переднем конце тела (рис. 158), и тогда кишечник этих форм образует более или менее сложный изгиб. В редких случаях задний проход может отсутствовать, как напр., у некоторых брахиопод, но это отсутствие представляет явление вторичное, т. е. результат утери органа, свойственного предкам.

Впервые мы встречаем у червей, при том, повидимому, исключительно у вторично-полостных, кровеносную систему. Она представляет собой ряд полостей, заключенных в мезенхиме между двумя листками мезентериев, диссепиментов, а также и в других участках мезенхимы. У большинства членистых форм она представляет собой спинной ствол, лежащий в спинном мезентерии, и брюшной, лежащий в брюшном (рис. 171). Оба ствола раздваиваются и переходят один в другой на переднем и заднем конце и соединены кольцевыми анастомозами, или перемычками, залегающими обыкновенно в диссепиментах (рис. 172). Часто имеется объемистая кровеносная полость или сеть лакун кругом кишечника, т. е. окологидротический синус, имеющий большое физиологическое значение, так как переваренная пища просачивается прежде всего в этот синус и через него поступает в спинной сосуд. Выше данная схема расположения сосудов может служить исходной формой почти для всех двусимметричных животных. Кровь движется вследствие сокращения стенок сосудов и самого тела, а особого пульсирующего органа обыкновенно нет, хотя у некоторых кольчатых червей иногда пульсируют некоторые из кольцевых анастомозов, и лишь в виде исключений находим обособленный пульсирующий участок спинного сосуда, или сердце (cor). В спинном сосуде кровь движется сзади наперед, в брюшном — в обратном направлении.

Следует отметить, что, кроме обладающих способностью к фагоцитозу кровяных клеток, у червей встречаются фагоцитарные клетки, как свободные в жидкости, наполняющей полость тела, так и сидящие на ее стенках.

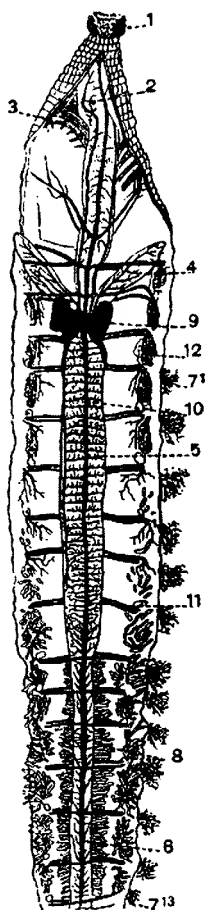


Рис. 171. Передняя часть многощетинкового кольчатого червя *Aeneisola piscatorum*. 1 — хоботок; 2 — пищевод; 3 — мускулы, идущие от стенки тела к пищеводу; 4 — придатки пищевода; 5 — расширенная часть кишечника (желудок); 6 — кишка; 7¹—7¹³ — жабры, или наружные кожные придатки, служащие для окисления крови; 8 — особые клетки цёлотелия, сидящие на кишечнике; 9 — пульсирующее расширение спинного сосуда; 10 — спинной сосуд; 11 — сосуды, идущие в жабры; 12 — метанефридии. По Фогту и Юнгу.

Крупные фагоцитарные клетки легко наблюдаются в первичной полости тела нематод (рис. 155).

Так называемые ресничные, или цилио-фагоцитарные органы (стр. 163) представляют видоизмененные участки выстилки целома (у *Sipunculus* и др. даже отделяющиеся от нее и плавающие свободно в полостной жидкости) или видоизмененные части органов выделения (стр. 216) и служат не для фагоцитоза, а для агглютинирования, т. е. склеивания наевшихся фагоцитов и твердых частиц, плавающих в полости тела, в комочки, удаляемые потом через органы выделения.

Органы выделения первично-полостных червей построены, как и бесполостных, по типу протонефридиев, т. е. представляют собой ветвящиеся мерцающие внутри каналы, открывающиеся чаще всего на заднем конце тела наружу или в заднюю кишку. Конечные их разветвления представляют расширения с пучком мерцательных волосков внутри. Если мы находим у некоторых из первично-полостных своеобразно устроенные органы выделения, напр., у круглых червей, в виде двух неразветвленных боковых каналов, открывающихся общим отверстием в передней трети тела, то эти органы представляют собой, вероятно, видоизмененные кожные железы, а не протонефридии (Jägerskiöld, 1902). У вторично-полостных выделительная система также представлена трубками, открывающимися наружу, причем у громадного большинства они сообщаются с целомом отверстиями, усаженными мерцательными ресничками воронками. Трубки эти расположены обыкновенно попарно, и число их чаще всего соответствует числу сегментов, почему они и называются сегментальными органами, или иначе метанефридиями (рис. 159). У членистых форм, начинаясь мерцательной воронкой в одном сегменте, они обыкновенно прободают задний диссипимент и открываются наружу в соседнем заднем сегменте. Хотя и стенки трубок способны к экскреторной деятельности, но они выводят также продукты выделительной

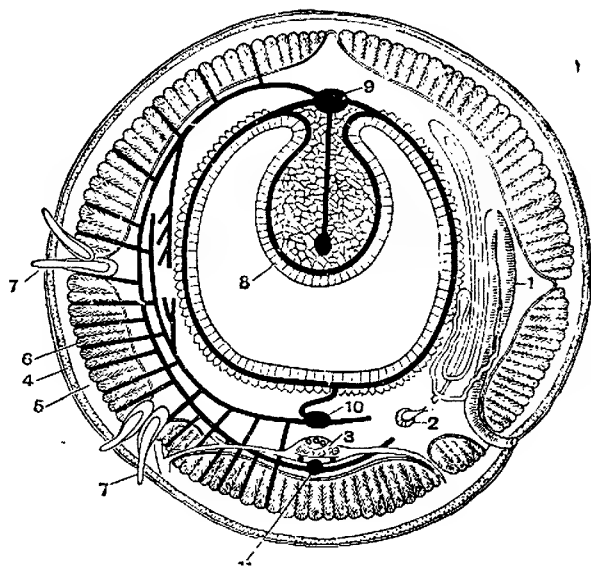


Рис. 172. Схематический разрез земляного червя *Lumbricus*. Кровеносные стволы изображены плетенистым черным цветом. 1 — метанефридий; 2 — его воронка; 3 — нервная цепочка; 4 — эктодерма; 5 — кольцевые мышцы; 6 — продольные мышцы; 7 — щетинки, оставшиеся у малощетинковых червей на месте пароподиев, свойственных, вероятно, их предкам; 8 — складка стенки кишечника, вдающаяся внутрь его; 9 — синевидный сосуд, 10 — верхний брюшной; 11 — нижний брюшной. Сосуды соединены боковыми анастомозами. Схема, описанная в тексте, является здесь осложненной вследствие присутствия двух лежащих один над другим брюшных сосудов вместо одного. По Маршалю и Герсту.

Выделительная и половая системы червей

деятельности организма, накапливающиеся в полости тела вследствие деятельности некоторых клеток эпителия полости тела. Если ввести в тело червя индигокармин (синий) и аммиачный кармин (красный), то сегментальные органы за немногими исключениями¹⁾ обыкновенно окрашиваются в красный цвет, а некоторые клетки полости тела — в синий, а следовательно стенки полости тела и сегментальные органы выделяют различные вещества (Ковалевский, 1899). Однако, роль метанефридиев этим не ограничивается.

Половые продукты у первично-полостных червей назревают в обособленных гонадах, имеющих более или менее сложно устроенные половые протоки, по которым половые продукты выходят наружу. У вторично-полостных червей половые продукты назревают в полости тела и чаще всего выводятся наружу через метанефридии (рис. 157), стоящие, как мы видели, с ней в сообщении. Таким образом метанефридии у вторично-полостных червей все или частью играют роль половых протоков.

Происхождение
вторичной
полости тела.

И так вторично-полостные черви отличаются от первично-полостных, кроме присутствия вторичной полости тела, развитием у большинства кровеносной системы, метанефридиев и метамерностью. Вопросами о происхождении этих особенностей, характерных для большинства вышестоящих форм, вплоть до позвоночных, а следовательно и человека, мы теперь и займемся.

Мы видели, что первичная полость тела есть результат расхождения тканей среднего пласта и возникновение ее не представляет затруднения для объяснения. Относительно происхождения вторичной полости тела покуда существует лишь несколько гипотез. Еще в 1881 г. бр. Гертвигами (O. u. R. Hertwig, 1881) было высказано предположение, что вторичная полость тела произошла обособлением от гастральной, как ее выступы, впоследствии получившие самостоятельность. Предположение это опиралось главным образом на способ образования этой полости в виде пары полых выступов гастральной полости зародыша у целого ряда форм (см. главу VI). Но после того, как было выяснено, что у целого ряда других форм, даже, пожалуй, у большинства, целомическая полость возникает путем расщепления в самой мезодерме, явилось другое предположение.

Гатчек (Hatschek, 1877 и 78), Рабль (Rabl, 1879) и Э. Мейер (E. Meyer, 1887, 1888 и 1889) полагали, что вторичная полость тела образовалась разрастанием половых полостей, почему она и сохранила половую функцию, а все прочие ее функции являются позднейшими (ср. схему рис. 151 и 160, А). Затем Рэ-Ленкстер (Ray-Lankester, 1873) и Циглер, из которых последний развивал свои взгляды последовательно в течение ряда лет (Ziegler, 1885, 1888 и 1898), пришли к заключению, что первичная функция целома — выделительная и что он, вероятно, является результатом разрастания протонефридиальных каналов. Эта последняя гипотеза, называемая нефроцельной, покуда находит мало защитников, а что касается до двух первых,

¹⁾ Так у спущулов (Шимкевич, 1891; Метальников 1899; Cuénot, 1913) и динофла (Шимкевич, 1895) нефридии выделяют индигокармин.

носящих название энтероцельной и гоноцельной теорий, то была сделана попытка их примирения.

Геккель, Гатчек и Рэ-Ленкстер допускают, что гонады бесполостных и первично-полостных червей в свою очередь возникли через видоизменение периферических участков гастральной полости, в которой у высших кишечно-полостных тоже назревают половые продукты, и что след. половая функция полости гонад не есть первичная. Таким образом обособившиеся участки гастральной полости превратились в гонады у бесполостных и у первично-полостных червей, а с видоизменением последних во вторично-полостных — гонады разрослись в целомические полости. Однако, повидимому, примирение этих гипотез если и возможно, то на другой почве. Хотя теоретически нельзя отрицать возможности видоизменения одного из описанных способов образования целома у зародыша в другой (см. главу VI), тем не менее эти два способа довольно резко разграничены.

Повидимому, вторично-полостные черви и вторично-полостные животные вообще представляют две различных в этом отношении ветви: одна ветвь, в развитии которой, действительно, преобладает энтероцельный способ развития целома, т. е. насчет полых выступов кишечника, и другая, которой свойственно исключительно возникновение его расщеплением мезодермического зачатка. К первой группе червей, названных нами выше (стр. 175) олигомерными (*Oligomera*)¹⁾, так как они имеют небольшое число сегментов (не более трех, повидимому), вполне применима энтероцельная теория, а ко второй, обнимающей прочих вторично-полостных червей, имеющих обыкновенно большее число сегментов, или полимерных, может быть применима гоноцельная теория, но, однако, с некоторыми оговорками, которые будут указаны при описании развития полового зачатка и гонад (см. главу VI). Это положение вопроса приводит нас к заключению, подтверждаемому, как увидим, и другими соображениями, что группа вторично-полостных червей не однородна, а состоит из двух подгрупп, может быть, даже происшедших независимо друг от друга.

Что касается до кровеносной системы, то касательно ее происхождения разногласий значительно меньше. Уже давно было установлено бр. Гертви-гами (1881), Бюкли (1883) и др., что полости кровеносных сосудов лежат в мезенхиме и по существу представляют первичную полость тела. Мною было обращено внимание (1885 и 1889), что спинной и брюшной сосуды лежат всегда между двумя пластинками мезентериев, и что полость сердца

Происхождение кровеносной системы.

¹⁾ Вопрос о том, какие формы могут быть отнесены к *Oligomera*, довольно сложен. Во всяком случае с несомненностью могут быть к ним отнесены: щетинкочелюстные (*Chaetognata*), кишечножаберные (*Enteropneusta*) и также родственные им крыложаберные (*Pterobranchia*). Но плеченогие (*Brachiopoda*), будучи сходны с ними по способу образования целома, в то же время отличаются, как мы увидим ниже, по другому важному признаку. Наблюдения, указывавшие на сходное образование целома и у мшанок (*Bryozoa*), не подтвердились. Также не ясен этот пункт по отношению к *Phoronida*. Поэтому эти последние формы, иногда даже с присоединением *Brachiopoda*, некоторые выделяют в особую группу *Tentaculata* (стр. 175).

всех Metazoa, представляющего расширение спинного или брюшного сосуда, занимает тоже относительное положение. Наконец, Лангом (Lang, 1903) было обращено внимание на присутствие у червей вокруг средней части кишечника объемистой полости, или кровеносного окологидричного синуса. Ланг, развивший трофоцельную теорию происхождения кровеносной системы, полагает, что возникновение ее было вызвано связанным с трофическими процессами просачиванием переваренной пищи через стенки кишечника, что

и обусловило появление окологидричного синуса, как первого зачатка кровеносной системы.

Однако, решение этого вопроса должно быть поставлено в связь с вопросом о происхождении вторично-полостных червей. Если они проходили в своей эволюции первично-полостную стадию, то едва ли можно сомневаться, что остатки первичной полости у вторично-полостных явились и первыми кровеносными путями. По мере разрастания вторичной полости тела, первичная полость все более и более должна была редуцироваться и удержалась, изведенная на степень небольших просветов, в мезентериях и диссипиментах, а также, может быть, и около кишечника, хотя окологидричный синус у некоторых червей, напр., у пиявок, представляет собой скорее позднейшее образование, возникшее через слияние мелких сосудов (Arnesen, 1904; Зеленский, 1915). Затем, согласно давно уже высказанному детально разработанному Фернандесом (Fernandez, 1905) взгляду, эти просветы приобрели насчет клеток окру-



Рис. 173. Поперечный разрез через задний конец тела *Dipophilus*. Посредине перерезан кишечник дважды, так как он образует загиб. D—его средняя кишка; Hd—задняя кишка; gnh—вторичная полость тела, служащая для созревания яиц; mho—остатки первичной полости тела; sg¹—конечная часть метанефридия; sg²—средняя часть; sg³—выводная часть того же органа; mv—продольные брюшные мышцы; N—стволы нервной цепочки. По Шимкевичу.

жающей их мезенхимы самостоятельные соединительнотканые стенки и мышечный слой, а при дальнейшем осложнении в образовании мышечных стенок пульсирующих частей приняли участие и стенки целома, т. е. клетки целобласта.

В этом отношении представляет особый интерес небольшой червь с сравнительно небольшим числом сегментов — *Dipophilus*, у которого целомакшеская полость служит всецело для созревания половых клеток¹⁾ и мало

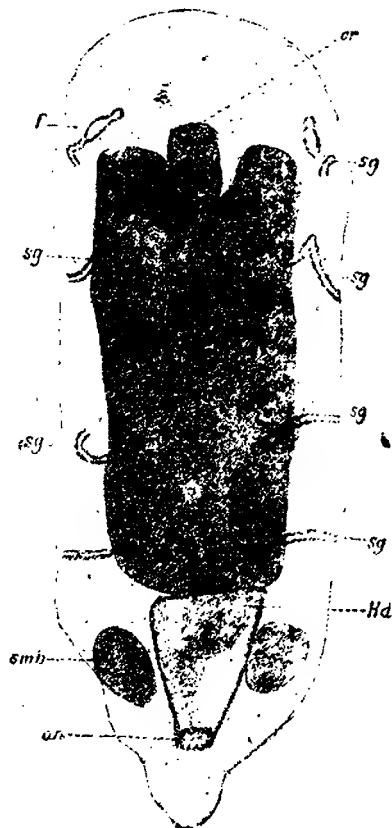
¹⁾ Этому предположению противоречат на первый взгляд некоторые эмбриологические данные, а именно временное исчезновение целома с нарушением расположения сред-

объемиста, но зато у него одновременно сохраняется и первичная полость (рис. 173) (Schimkewitsch, 1895). У некоторых видов (*Dinophilus conklini*) окологлоточный синус и брюшной участок ее обособлены, имеют уже самостоятельные стенки и заслуживают названия кровеносных сосудов (Beauchamp, 1910). Таким образом, в общем кровеносная система Metazoa представляет собой остаток первичной полости тела, которая в свою очередь некоторыми рассматривается как остаток полости, заключенной у зародыша между экто- и энтодермой, т. е. сегментационной, или бластоцеля, ибо мезенхима развивается, именно выполняя эту полость, и следовательно, те части, которые остались незаполненными мезенхимой, представляют остаток бластоцеля (см. стр. 160).

Эти соображения несколько не стоят в противоречии с тем обстоятельством, что участки целома в отдельных случаях, напр., у пиявок, приходят в сообщение с кровеносной системой и сами играют роль кровеносных сосудов. Некоторые допускают, что у немуртин, положение которых остается весьма загадочным и которых недавно еще считали не имеющими целома, есть целом и что он видоизменен в кровеносные сосуды (Заленский, 1912).

На основании вышеизложенного, протонефридии можно охарактеризовать как органы, не имеющие сообщения с полостью тела, даже если она развита, и притом у большинства имеющиеся в числе одной пары, т. е. нематамерные, а метанефридии, как органы, стоящие в сообщении с полостью тела и притом находящиеся обыкновенно в числе соответствующем числу сегментов тела, т. е. метамерные.

Однако, полимерные вторично-полостные черви в личиночном или зародышевом состоянии имеют сначала протонефридии, на основании чего мы можем заключить, что и предки их имели таковые, при чем в некоторых



Происхождение метанефридиев.

Рис. 174. Самец *Dinophilus*. Метанефридии (sg) окрашены под влиянием метиленовой синьки, окрашивающей базальные тельца мерцательных волосков их эпителии. or — рот; f — ямки по бокам головы; ос — пищевод; D — средняя кишка; Hd — задняя кишка; an — задний проход; smb — семенные пузырьки. По Шимкевичу.

него пласта у зародыша динофила (Nelson, 1905), но аналогичные данные не препятствуют, однако, считать некоторые полости в теле немуртин за целом (см. ниже стр. 213). Вообще же в отдельных случаях развитие целома может сильно видоизменяться даже в пределах одной такой однообразной группы, как, напр., *Enteropneusta* или *Brachiopoda* и др. (см. главу VI).

случаях, напр., у пиявок, таких личиночных протонефридиев бывает две, три и даже четыре пары. Среди первично-полостных тоже встречаются формы, имеющие, как *Echinoderes*, три пары протонефридиев (Щепотьев, 1907). Наконец, вышеупомянутый *Dinophilus* имеет у самца четыре (рис. 174), а у самки пять пар нефридиев, которые прежде считались за метанефридии, но оказалось, что они сообщения ни с первичной, ни со вторичной полостью не имеют (Schimkewitsch, 1895). Потом было констатировано (Scheager, 1906), что их конечные расширения заканчиваются пучком особых клеток, имеющих форму трубок, слепых с одного конца и открытых в конечное расширение с другого, а на слепом утолщенном конце несущих жгут, обращенный в полость трубки и своим движением помогающий движению жидкости в трубке (рис. 175). Такие клетки весьма характерны для личиноч-

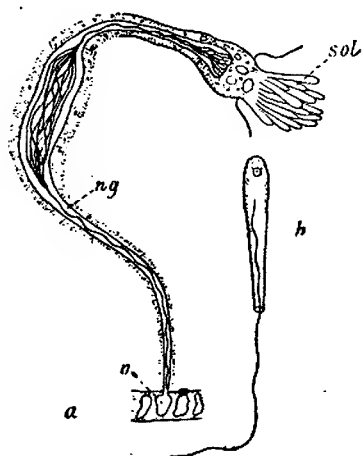


Рис. 175. *a*—протонефридий *Dinophilus*; *b*—отдельный соленокит; *sol*—соленокиты; *ng*—канал нефридия; *v*—вакуоли в эпидермисе. По Ширеру.

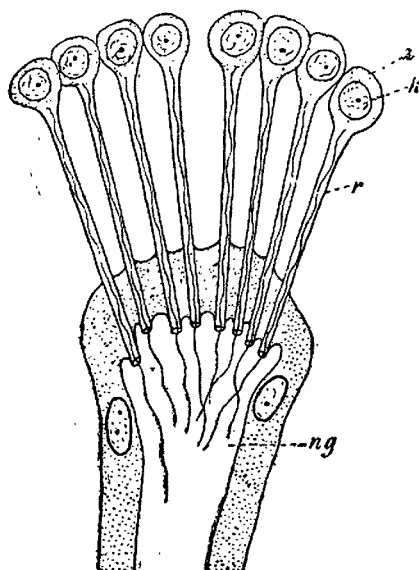


Рис. 176. Конец ветви нефридия *Phyllodoce*. *x*—соленокиты; *k*—их ядра; *r*—трубчатая часть клетки; *ng*—полость нефридияльной трубки. По Гудричу.

ных протонефридиев высших червей и получили от Гудрича, их открывшего (Goodrich, 1897—1904), название соленокитов (ср. рис. 176). Таким образом экскреторная система *Dinophilus* оказывается представленной протонефридиями и притом метамерно расположенными. Затем, Гудричем были описаны такие метанефридии, которые, кроме отверстия в целом в виде воронки, имели еще ветвь, заканчивающуюся разветвлениями с соленокитами (рис. 177). На основании этого Гудрич высказал предположение, что метанефридии большинства вторично-полостных представляют сложное образование, названное им нефромикснем (*perphgomixium*).

В состав нефромиксия входит протонефридий и воронка, служащая для выведения половых продуктов. Первоначально эти органы были независимы один от другого, а затем они соединились в один общий орган. На деле эти соотношения несколько сложнее, как это и изображает схема Гудрича (рис. 178).

Рис. I а изображает гипотетическую исходную форму, у которой в каждой метамере имеется по паре протонефридиев и по паре половых, или генитальных, воронок. Рис. II а представляет отношения, наблюдаемые в сем. Capitellidae, имеющих иногда в передних сегментах по две пары воронок: одну—генитальную, а другую—почечную, или нефридиальную, иначе нефростом, возникшую путем соединения со стенкой целома прото-нефридия, приобретшего, таким образом, сообщение с полостью тела. Та и другая могут служить для выведения половых продуктов. Аналогичное явле-

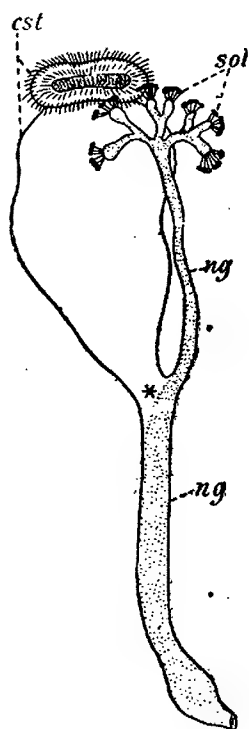


Рис. 177. Нефромиксис Alciore. cst—половая воронка; sol—соленокциты; ng—протонефридиальная часть нефромиксиса (пунктирована). По Гудричу.

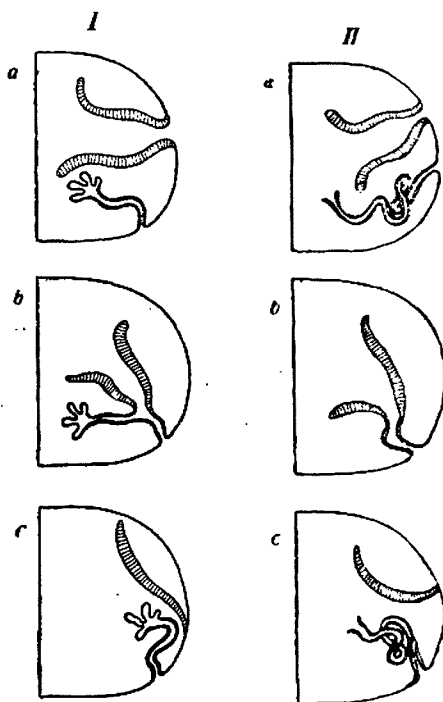


Рис. 178. Схема отношений нефридиальной системы у аннелид в поперечном разрезе; изображена одна половина сегмента. Iа—гипотетическая стадия с парой половых воронок и парой протонефридиальных трубок в каждом сегменте. IIа—в каждом сегменте по паре половых воронок и по паре нефридиальных трубок с воронками (Capitellidae). Ib—нефромиксис еще сохраняет протонефридиальную часть; IIb—утерял ее (большинство аннелид). Ic и IIc—половые воронки видоизменились в ресничные органы, а половые продукты выводятся или через разрыв тела (I), или через нефридиальную воронку (II) (Nereidae). По Гудричу.

ние мы видим у самцов Dinophilus (рис. 174), у которых задняя (5 я) пара протонефридиев приходит в сообщение с целомической полостью, в которой развиваются половые продукты, и играет роль семенных пузырей, т. е. резервуаров для живчиков. Рис. I б и II б изображают нефромиксисы, свойственные большинству высших червей: в первом случае нефромиксис еще сохранил протонефридиальную часть с соленокцитами, а во втором утерял. Наконец, в некоторых случаях генитальные воронки могут обособ-

латься и видоизменяться в ресничные органы, о которых мы уже упоминали выше (стр. 163 и 209), как это имеет место в сем. Nereidae. Если при этом нефридий сохраняет протонефридиальный характер (I с), то половые продукты выводятся через разрыв тела, а если он получил нефростом (II с), то—через нефридиальную воронку. Впрочем, вопрос о ресничных органах, как и о только что описанных отношениях, является не вполне ясным и отчасти даже спорным.

Отметим также, что нефридии у олигомерных червей построены по типу коротких воронок, то служащих, то не служащих для выведения половых продуктов, но их отношение к нефридиям полимерных червей не выяснено. Можно только указать, что эти черви, повидимому, лишены эмбриональных протонефридиев и что их экскреторные органы, вероятно, иного происхождения.

История развития протонефридиев недостаточно выяснена, но, повидимому, они развиваются впячением эктодермы внутрь (Meisenheimer, 1898, 1900; Scheerer, 1906 и 1908).

Метанефридии слагаются из двух источников: эктодермического, дающего протонефридиальную часть органа, и выступа мезодермы, дающего нефростом или половую воронку, и соединяющегося с первым зачатком (Vejdowsky, 1900; Bürger, 1902; Gerould, 1906; Lillie, 1806).

Таким образом развиваемая Гудричем теория отчасти находит подтверждение и в развитии этих органов.

О происхождении метамерии.

Если идея колониальности неприменима для объяснения членистости ленточных червей (стр. 193), то попытки перенести идею колониальности состава на высших метамерных животных (Perrier, 1881 и 1897, и др.) надо считать еще менее удачными. Наиболее вероятным представляется воззрение, что метамерия есть видоизменение простой повторности органов. Такая повторность свойственна и нечленистым плоским червям и выражается в расположении ветвей кишечника, некоторых частей половых органов (желточников) (рис. 161), частей и даже иногда отверстий протонефридиев и т. д. Особенно ясно выражена эта повторность у описанной Лангом (1882) своеобразной турбелларии *Gunda segmentata* и у немертин. Хотя немертин, напр., нельзя назвать метамерными, но гонады у них находятся в числе не одной пары, а нескольких пар, друг за другом расположенных. Затем, кишечник немертин дает также иногда друг против друга правильно расположенные отростки. Ветви протонефридиев и также их отверстия тоже представляют повторное расположение. Допустив, что повторность распространилась и на другие органы, а именно на нервную систему, стволы которой вместо равномерного распределения клеток сгруппировали их в метамерно-расположенные ганглии, и на целом, который разбился на два ряда друг за другом следующих камер, и что вообще повторность всех органов стала весьма правильной, так что каждому сегменту одного органа соответствуют сегменты и всех прочих,—допустив все эти изменения,—мы получим из нечленистой формы членистую. И так метамерия, вероятно, не что иное, как простая повторность органов, имеющая место

и у нечленистых форм, но распространившаяся на многие системы и получившая правильность (Lang, 1882; Bateson, 1886).

Мы видели выше (стр. 198), что перегородки между отдельными участками целома, или диссипименты, могут исчезать, и тогда животное получает общую нерасчлененную полость тела, но аналогичный процесс может распространяться и на другие метамерно построенные органы; иначе говоря, метамерия может исчезнуть. Исчезновение метамерии иногда бывает настолько полным, что она не проявляется даже в истории развития, и тогда мезодерма остается несегментированной, как, например, у оболочников (Tunicata). Но тогда метамерная природа может быть доказана сопоставлением

Исчезновение метамерии.

с родственными, заведомо метамерными формами. Вот почему при определении значения структуры малочленистых и даже нечленистых вторичнополостных червей, как выше упомянутые гефиреи (стр. 197), возникает вопрос, не представляют ли они форм, утративших метамерию, что и подтверждается по отношению к гефиреям их историей развития: сначала для так называемых вооруженных гефирей (*Gephyrei chaetiferi*), несущих на поверхности тела такие же щетинки, какие имеются на пароподиях кольчатых червей, было доказано, что их мезодерма и их нервная система на известной стадии развития являются метамеризованными (Hatschek, 1881), а потом тоже было доказано и для невооруженных гефирей (*Gephyrei inermes*), не имеющих таких щетинок, а

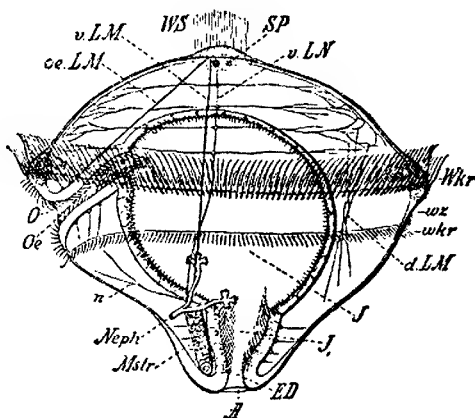


Рис. 179. Личинка червя *Polygordius*, представляющая типичную трохофору. Wkr — предротовой венчик ресничек; wz — послеротовой венчик; ws — пояс, где сидят мелкие реснички; WS — темной пучек неподвижных ресничек, под которым лежит темная пластинка (SP), входящая потом в состав головного ганглия червя; O — рот; Oe — пищевод; J — желудок; j — кишка; ED — задняя кишка; Neph — протонефридий; Mstr — полоски мезодермы; v.L.M., d.L.M., ce.L.M. — мышцы личинки; n — нервы личинки. По Гатчеку.

именно у *Phascolosoma* было обнаружено разделение на небольшое число участков, как мезодермического, так и нервного зачатка (Gerould, 1904 и 1906). Тот же самый вопрос возникает и по отношению к другим нечленистым или малочленистым вторично-полостным червям, как мшанки (*Bryozoa*), *Phoronida* и др., но там еще менее данных для его решения. В некоторых случаях, как напр. по отношению к типичным олигомерным червям, как *Chaetognatha* и *Enteropneusta*, у которых эта олигомерность весьма резко выражена и в истории развития, мы с большей уверенностью можем предполагать, что малое число сегментов у них есть явление первичное, а не результат упрощения.

Наиболее общепринятая гипотеза касательно происхождения высших червей придает особое филогенетическое значение личинке червей, называемой трохофорой (рис. 179).

Примечание:
и вторично-по-
лостных чер-
вей.

Личинка эта встречается у весьма многих и разнообразных форм и представляет собой первично-полостной организм, коего верхняя (или передняя) часть отделена от нижней (или задней) двумя венчиками ресничек, откуда и название—Trochophora. В верхней части лежит утолщение эктодермы, несущее снаружи реснички и представляющее первый зачаток головного ганглия, или теменная пластинка, а около нее и органы чувств (глазки, усики и др.). Между двумя венчиками ресничек помещается ротовое отверстие, ведущее в кишечник, открывающийся анальным отверстием на нижнем конце тела личинки и состоящий из 3 отделов: пищевода, средней кишки и задней.

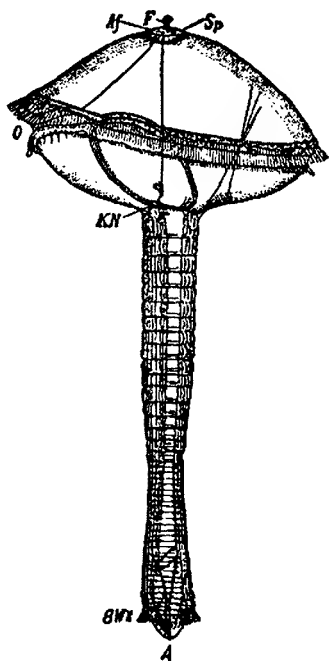


Рис. 180. Позднейшая стадия развития трохофоры *Polygordius*. О—рот; А—задний проход; Sp—теменная пластинка; Af—глазок; F—усик; KN—протонефридий; NWk—венчик ресничек около заднего прохода. По Гатчеку.

Вследствие размножения этих клеток и вообще всех клеток заднего конца, нижняя часть личинки растет, мезодерма и нервная система сегментируются, и образуется членистый червь, при чем большая часть тела личинки идет на образование его головы (рис. 180). Целый ряд авторов (Huxley, 1852; Gegenbaur, 1874; Bütschli, 1876; а также Ray Lankester, Semper и др.), а из новейших особенно Гатчек (1878—85), Клейненберг (1886) и позже Эйзиг (1898) считали трохофору за остаток некогда существовавшей переходной формы (Trochozoön), представленной в нашей фауне коловратками. Коловратки весьма обыкновенные животные. Одна из них, открытая сначала на Филиппинских о-вах Земпером (1872), а потом найденная и в других местах

(Австралия, Китай, С.-Америка) и носящая название Trochosphaera (рис. 181), действительно, напоминает трохофору, но с тем отличием, что ганглиозное скопление помещается у нее в нижней половине сферического тела, сейчас под венчиком ресничек, а не в верхней, как у личинки (рис. 179).

Клейненберг (1886) сравнивает трохофору с медузой, у которой образовался на краю диска рот, при чем ту часть, которая лежит выше ресничного кольца, сравнивает с верхней поверхностью диска медузы (exumbrella), а нижнюю—с нижней поверхностью диска медузы (subumbrella). Доказательство этого сходства Клейненберг видит в кольце ганглиозных клеток, найденных им по периферии тела личинки в области ресничной оторочки, т.-е. там, где лежит нервное кольцо у медуз (стр. 187).

Гораздо правдоподобнее предположение Вольтерека (Wohlgers, 1904), считающего исходной формой для этих червей тех же ктенофор, которые дали начало и плоским червям (стр. 201), но самый процесс эволюции был в обоих случаях различен. Мы видели, что при происхождении плоских червей рот ктенофоры всецело перешел в рот червя, лежащий на брюшной стороне, а при происхождении Trochozoen рот ктенофоры, приняв форму удлиненной щели, перетянулся в виде цифры 8 на две части: одну заднюю, получившую значение заднего прохода, другую переднюю, получившую значение рта. Первая осталась на нижнем полюсе, который стал задним концом, а вторая поместилась на той стороне животного, которая стала брюшной ¹⁾. Предположение это опирается на данные развития, с которыми мы познакомимся позже (см. главу VI). Некоторые рассматривают коловраток, как группу нестеническую, т. е. происшедшую от высших червей путем видоизменения личиночной стадии, т. е. трохофоры, в половозрелую форму, но с общей точки зрения это не имеет значения для данного вопроса: так или иначе, но коловратки представляют собой трохофоробразную группу в современной фауне.

Вторично-полостные черви, проходящие обыкновенно трохофорную стадию, имеющие в личиночном состоянии протонефридии и первичную полость и вообще обнаруживающие в этом состоянии явное сходство с первично-полостными червями, скорее произошли от этих последних, нежели от плоских червей, как это некоторыми предполагалось.

Мы не можем сказать, проходили ли они стадию, когда вторичная полость и все их тело было несегментировано, так как не знаем, имеются ли среди ныне живущих нечленистых вторично-полостных червей формы первичные или же все они произошли путем упрощения из сегментированных форм, но, во всяком случае, эта гипотеза мало подходит к объяснению происхождения олигомерных червей (Enteropneusta, Chaetognatha и др.; см. прим. на стр. 211), личинки которых имеют с трохофорой лишь отдаленное

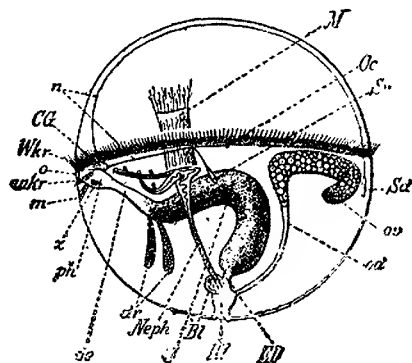


Рис. 181. *Trochosphaera aequatorialis*, шарообразная коловратка. Wkr и wkr—расширяющиеся веточки: верхний и нижний; o—рот; ph—глотка с хитиновыми зубами внутри (z); oe—пищевод; dr—желудок средней кишки; ED—задняя кишка—клоака; Kl—ее расширение, в которую открываются протонефридии (Neph) и яйцевод (od); ov—яйчник; Bl—расширение, в которое впадают протонефридии; M и m—мускулы; CG—головной ганглий; n—нервы; Sd—пепарное плуальце с пепарным нервом; Sv—парные плуальцы; Oc—глазок (ср. рис. 179). По Землеру.

¹⁾ Возможно, что предки двусимметричных форм прикреплялись средней частью рта, как это делает выше описанная *Tialfiella* (стр. 203), а из двух свободных участков рта один стал служить для входа пищи, а другой для выхода, тогда как средняя часть заросла. Но надо иметь в виду и иное понимание организации *Tialfiella* (см. примеч. на стр. 203).

сходство и которые, как мы видели при рассмотрении вопроса о целоме (стр. 210), тоже стоят особняком, а как мы еще увидим (главу VI), отличаются и по начальным стадиям своего развития. Надо думать, что они возникли непосредственно от высших кишечнополостных форм, может быть от сцифополипов (Masterman, 1897 и 1899).

Гипотезы касательно происхождения червей от сцифополипов высказывались неоднократно. Одна из них принадлежит Седжвику (Sedgwick, 1884). Мы видели, что у сцифополипов ротовое отверстие часто вытягивается по одной оси, около которой радиальные перегородки располагаются симметрично, справа и слева (рис. 139 и 140), а равно двулучевая симметрия выражается и в расположении мышц на перегородках. Седжвик допускает, что вытянутый в виде щели рот сцифополипа зарос в средней своей части, но остались два отверстия по краям щели: переднее—ротовое и заднее—анальное.

Если предположить, что расположенные около рта кольцом нервные клетки образовали вследствие описанного процесса два ствола, и эта сторона стала брюшной, а расположенные симметрично справа и слева камеры гастральной полости отделились от центральной полости, то мы получим двусимметричную членистую форму с рядом полостей, лежащих по бокам тела и представляющих собой сегменты целома. Щупальца могли видоизмениться в пароподии.

Другая гипотеза была предложена мною (Шимкевич, 1907) и основывалась на проявлении четверной симметрии у двусимметричных форм. Четверная симметрия выражена частично у многих двусимметричных форм. Уже в расположении бластомер при дроблении яйца она ясно заметна. Характерно расположение главных продольных мускулов в виде четырех лент, выраженное как у первично-полостных форм, напр. круглых червей (Nematodes), так и у вторично-полостных форм, а равно унаследованное членистоногими и хордовыми. Однако, эти черты могут быть объяснены до известной степени происхождением этих форм от четырехрадиальных ктенофор. Но особенно подходящей кажется эта точка зрения по отношению к олигомерным червям. Так Enteropneusta имеют и брюшной, и спинной нервные стволы, которые могут рассматриваться как удержавшиеся из числа четырех первых стволов, тянувшихся у предполагаемого кишечнополостного предка (Tetraneurula) от окружающего рот кольца к аборальному концу тела, а равно у Enteropneusta имеется в передней части тела и самое нервное кольцо, соединяющее оба ствола. У брахиопод гонады, залегающие в среднем сегменте тела (из числа трех, входящих в его состав) в четверном числе, как в четверном числе у некоторых брахиопод и метанефридий этого сегмента. Эти факты могут быть объяснены предположением, что Tetraneurula обладала четырьмя радиальными перегородками, в основании которых залегали нервные стволы, а след. четырьмя радиальными камерами, в которых назревали половые клетки (рис. 182).

Дальнейшее развитие Tetraneurula, вероятно, шло с одной стороны путем развития в мезенхиме первичной полости, выраженной у личинок Oligomera и путем обособления гастральных камер от центральной энтодермической полости с другой. Но камеры эти, слившись по две, образовали пару целомических полостей, в которых назревали первоначально четыре, как у брахиопод, гонады, при чем для выхождения половых продуктов служили, вероятно, поры в роде экскреторных каналов гребневиков или пор, находимых нередко у актиний. Эти же поры явились и песточником для возникновения метанефридиев, тем более, что у многих Oligomera метанефридии до сих пор имеют характер очень коротких каналов или пор.

Однако, различие между олигомерными и полимерными червями идет еще глубже. Мы приняли, что у последних первоначальный рот кишечнополостных разделится на два отверстия: ротовое и заднепроходное. Главным основанием для этого было то, что подобное явление, как мы увидим ниже (глава VI), действительно, иногда наблюдается при развитии. Если же ротовое отверстие и не представляет видоизменения бластопора, то все же оно возникает углублением эктодермы на месте переднего конца его. Но при

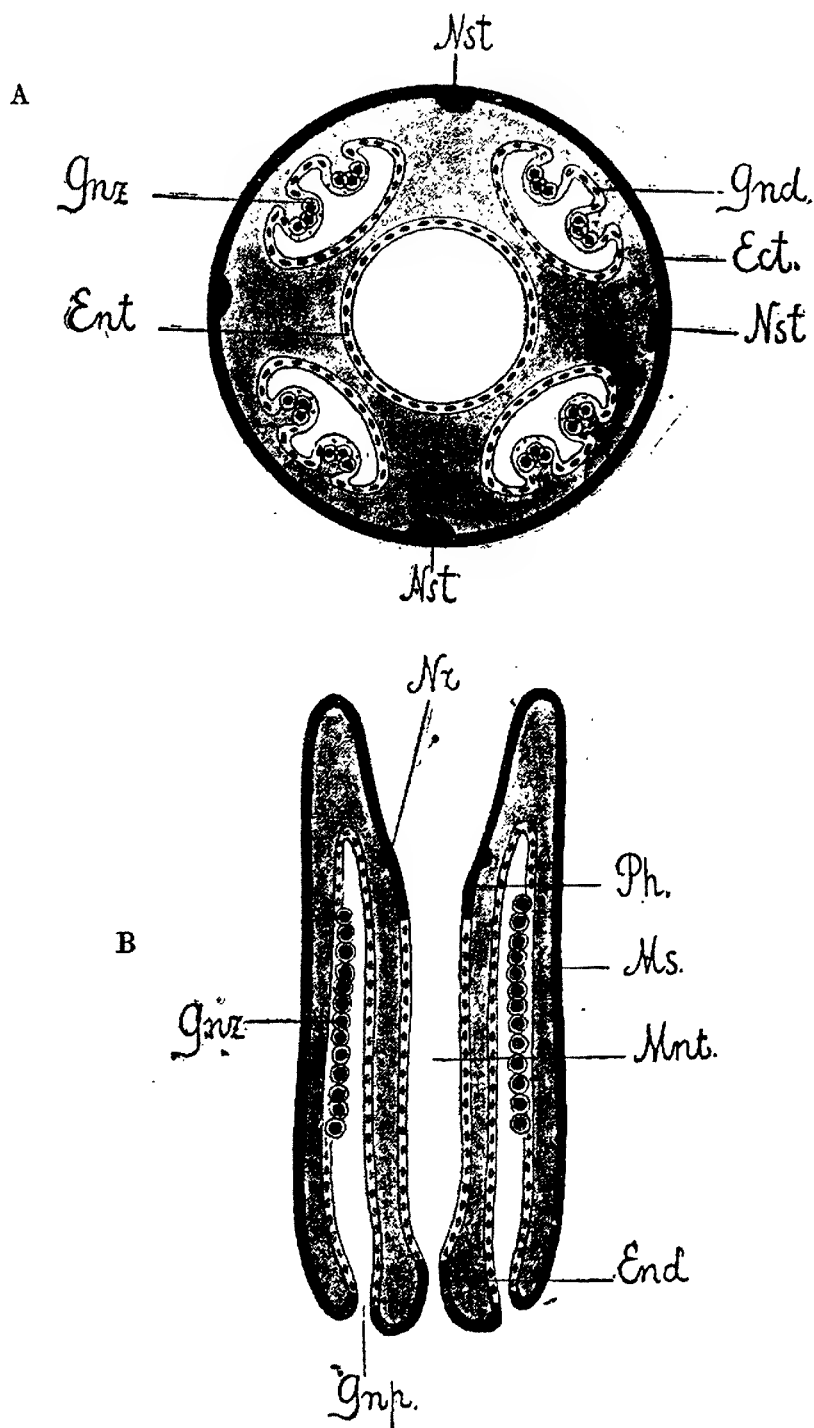


Рис. 182. Гипотетическая Tetraneurula: А—в поперечном разрезе, В—в продольном. Ect—эктодерма; Ent—энтодерма; Ms—мезенхима; Mnt—полость средней кишки (mesenteron); Ph—выстланная эктодермой передняя кишка (stomodaeum); End—тоже выстланная эктодермой задняя кишка (proctodaeum); Nr—первое окологлоточное кольцо; Nst—нервные стволы, от него отходящие; Gnd—участки гастральной полости, обособившиеся в виде гонад; Gnr—половые поры; Gnz—половые клетки. По Шляквичу.

развитии типичных олигомерных форм наблюдается иное явление, а именно, бластопор, оказывающийся лежащим на заднем конце тела личинки, переходит в задний проход, или последний возникает на его месте, а рот возникает впереди на брюшной стороне углублением эктодермы заново и без всякого отношения к бластопору. Если олигомерных червей вместе с простейшими, вероятно, от них (см. ниже) двумя типами (иглокожных и хордовых) на основании способа развития целома Гатчек (Hatschek, 1911) назвал *Enterocoelia*, в противоположность прочим *Bilateralia*, названному им *Ecteroocoelia*, то на основании отношения рта к бластопору Гроббен (Grobben, 1908) назвал последнюю группу *Protostomia*, т. е. первично-ротовыми, а первую — *Deuterostomia*, т. е. вторично-ротовыми. Хотя граница между этими двумя делениями не совсем совпадает, но, тем не менее, как энтеропельный способ образования целома, так и вторичное образование ротового отверстия — ясно выражены у большинства таким образом объединенных форм.

Теперь возникает вопрос, как объяснить такое уклонение в образовании рта у этой группы. Мне кажется, что надо вспомнить некоторые имеющиеся отношения к этому явлению и уже отчасти нам известные факты. Личинка губок, как мы видели (стр. 177) прикрепляется тем концом, на котором находится бластопор. Уже довольно развитая личинка одной из мшанок (*Pedicellina*) хотя и обнаруживает сходство с трохофорой, но прикрепляется ротовым концом и потом претерпевает своеобразное превращение, приводящее к изменению положения всего кишечника и образованию нового рта (Harmer, 1885; Barrois, 1886).

Допуская, что *Deuterostomia* произошли непосредственно от форм, похожих на сцифополинов, мы можем приять, что исходной формой для них была четырехрапальная форма в роде личинки сцифомедуз — сцифостомы (стр. 188), выработавшая способность прикрепляться, вероятно временно, ротовым отверстием.

А так как теперь все более выясняется, что появление признаков, ведущих к возникновению новых форм, нередко имеет место в личиночных и даже зародышевых стадиях (см. главу VI), то возможно, что и в данном случае исходной формой явилась личинка, прикрепившаяся концом, несущим бластопор. Это должно было повести к возникновению нового ротового отверстия, на противоположном конце тела, что тоже не представляется невозможным, так как аналогичные явления нередко имеют место при регенерации (см. главу VIII). То обстоятельство, что сцифомедузы и сцифостома не имеют энтодермической глоточной трубки (стр. 188), скорее говорит в пользу этого предположения, так как, говоря вообще, *Deuterostomia* отличаются слабым развитием эктодермической задней кишки, у большинства даже не выраженной вовсе, а их заднепроходное отверстие, согласно этому предположению, соответствует лишенному эктодермической глотки ротовому отверстию сцифостомы. Есть еще одно соображение, на которое надо обратить внимание. Главная орально-аборальная ось сцифостомы или любого радиального животного соответствует той оси гастротрусы, которая соединяет бластопор с противоположным полюсом, почему Гатчек назвал их *Protaxonia*, т. е. первично-осными (Hatschek, 1877). При том или другом способе возникновения рта, передне-задняя ось двусимметричных форм уже идет перпендикулярно или с некоторым наклоном к этой оси, так как линия, соединяющая оба участка разделившегося бластопора или бластопор и новый рот, уже является срединной брюшной линией, почему их и называют *Heteraxonia*, т. е. разно-осными. Только у одной группы олигомерных червей, а именно у *Enteropneusta*, а также у приобретших вторично радиальную симметрию иглокожных (*Echinodermata*) (см. ниже) передне-задняя ось совпадает с главной осью гастротрусы, а, следовательно, с таковой и радиальных форм.

Однако, как мы уже сказали, понятия *Enterocoelia* и *Deuterostomia* не совсем совпадают: не раз уже упоминавшиеся *Brachiopoda* представляют настоящих *Enterocoelia* и, хотя целом у них и не сегментируется, но в теле личинки можно отличать, как и у типичных олигомерных червей, три сегмента, а между тем по способу замыкания бластопора и образования рта они должны быть отнесены к *Protostomia* (Iatsu, 1902; Conklin, 1902). Поэтому некоторые совершенно выделяют *Brachiopoda*, вместе с мшанками (*Bryozoa*) и *Phoronida*, в особый тип *Tentaculata*, а если их относить к *Oligomera*, как может

быть и большую часть мшанок (Bryozoa)⁴⁾ и Phoronida, то тогда надо признать, что и Oligomera сами по себе являются группой сложной, но для нас во всяком случае при дальнейших соображениях важны те из них, которые являются в то же время и вторично-ротовыми.

Моллюски (Mollusca) являются животными двусимметричными, хотя Моллюски. у многих из них явственно намечена наклонность к асимметрии, выражающейся в перемещении заднего прохода и близ лежащих около него органов на правую (редко на левую) сторону тела, при чем весьма многие органы левой стороны, переместившиеся на правую (редко наоборот) атрофируются (рис. 183). Но это явление позднейшее, а первоначально из яйца каждый

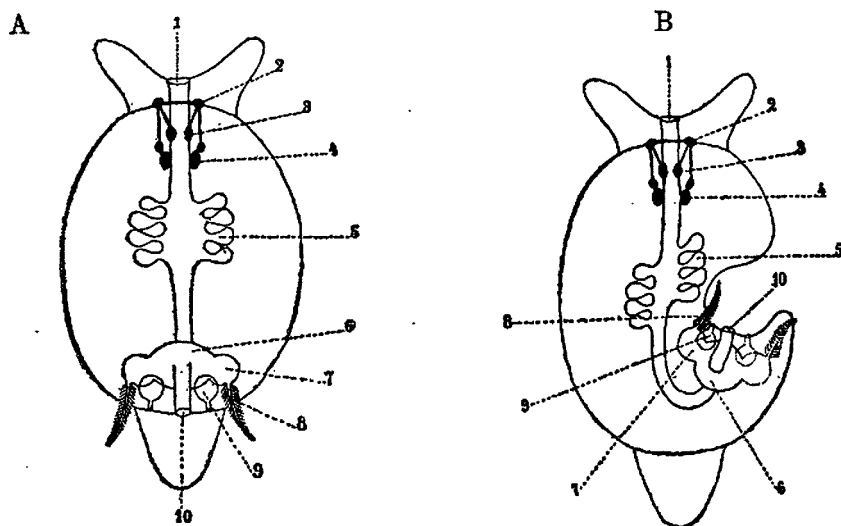


Рис. 183. Два рисунка, изображающие положение органов у моллюска со спинной стороны. Рис. А—представляет положение органов в том случае, если бы задний проход сохранил свое первоначальное положение на заднем конце тела. Рис. В—изобразит положение органов при смещении заднего прохода на правую сторону. 1—рот; 2—головные ганглии; 3—ножные ганглии; 4—внутренностные ганглии; 5—печеночные придатки кишечника; 6—желудочек сердца; 7—предсердие; 8—жабра; 9—почка; 10—задний проход. На рис. В—предсердие, почка и жабра, лежащие вправо от заднего прохода, но до перемещения последнего лежащие налево от него (рис. А), атрофируются и обозначены поэтому пунктиром. По Лангу.

моллюск выходит строго двусимметричным. Также и наклонность к образованию своего рода грыжи на спинной стороне, сопровождающаяся спиральным закручиванием выпячивающихся органов, легко замечаемым на многих

⁴⁾ Наибольшее затруднение для сопоставления мшанок с Oligomera представляет группа Endoprocta, к числу которых относятся вышеупомянутая Pedicellina. Действительно, по сохранению первичной полости тела и протонефридиев, по сходству их личинки с трохофорой, Endoprocta так резко различается от прочих мшанок (Ectoprocta), являющихся вторично-полостными, не имеющими протонефридиев, по видимому, даже и в стадии личинки, построенной при этом довольно своеобразно, что Гатчек (Hatschek, 1877) совершенно разделяет эти две группы. Если считать Tentaculata за особый тип, то он, подобно типу червей, все же будет содержать как первично-полостных Endoprocta, так и вторично-полостных Ectoprocta, Phoronida и Brachiopoda.

моллюсках даже извне по форме раковины (рис. 185), представляет позднейшее явление ¹⁾).

На поверхности тела большинства моллюсков обособляется участок покровов, часто спускающийся в виде двух боковых складок, нередко срастающихся на брюхе, и ограничивающий таким образом полость, находящуюся между внутренней стенкой складки и стенкой тела (рис. 186, 188).

Этот участок называется мантией, а полость, им ограниченная, — мантийной. Наружная поверхность мантии служит обыкновенно для выделения рако-

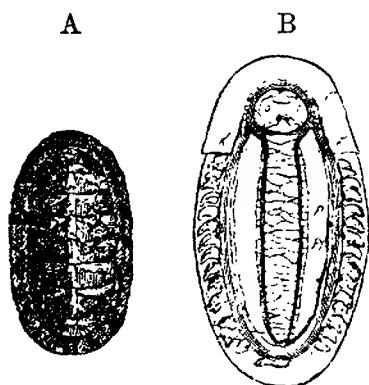


Рис. 184. А—*Chiton squamosus* со спины; В—нервная система *Chiton squamosus*. С—голова; Р—ножные (педальные) стволы; Р1—боковые (плевро-висцеральные) стволы; К—жабры; о—рот; а—задний проход. Из Брандта.

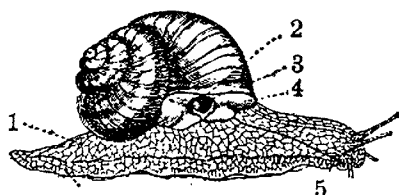


Рис. 185. Садовая улитка (*Helix pomatia*). 1—нога; 2—отверстие, ведущее в легочную (мантийную) полость; 3—задний проход; 4—край мантии, выступающий из под раковины; 5—отверстие половых органов. Из Кюкенталля.

вины. Эта последняя может состоять из нескольких друг за другом лежащих пластинок (рис. 184, А), или из двух створок (рис. 186), или быть в виде колпачка: конического, спирально-завитого (рис. 185) и т. п. Иногда края мантии нарастают на раковину, остающуюся в этом случае сравнительно слабо развитой, и закрывают ее, так что, по срастании этих складок над раковинной, она оказывается лежащей в кожном мешке на спине животного. Наконец, как мантия, так и раковина, появляющаяся в развитии моллюсков с большим постоянством, могут у взрослых форм отсутствовать вовсе.

¹⁾ Это образование гряды и спиральное закручивание может быть объяснено тем, что брюшная сторона моллюска, где развивается массивный и мускулистый орган—нога, неизбежно задерживается в росте, тогда как тонкие покровы спинной поверхности легко поддаются выпячиванию под давлением растущих внутренних органов. Причины, вызывающие смещение заднего прохода и других около него лежащих органов на правую сторону, сводятся, по мнению Бюлли и Плате, к усиленному росту в длину левой стороны тела и замедлению роста правой стороны. Впрочем на этот счет было высказано несколько предположений, но точного объяснения еще не дано (Simroth, 1898; Grobben, 1900; Boulan, 1900). Отметим, что более сильное развитие правой стороны иногда замечается уже в стадии гаструлы (Conklin, 1907; Robert, 1903), а спиральный завиток на правую или левую сторону замечается еще во время дробления в расположении бластомер (Mark, 1881; Kostanecki и Siedlecki, 1896) и даже карюклеточических фигур (Crampton, 1894). Возможно, что эти явления представляют случаи перенесения признака, выработанного животным, на более ранние стадии развития о чем будет речь ниже (см. главу VI).

У громадного большинства моллюсков имеется непарный, мускулистый выступ на брюшной стороне тела, носящий название ноги (рис. 185, 186)

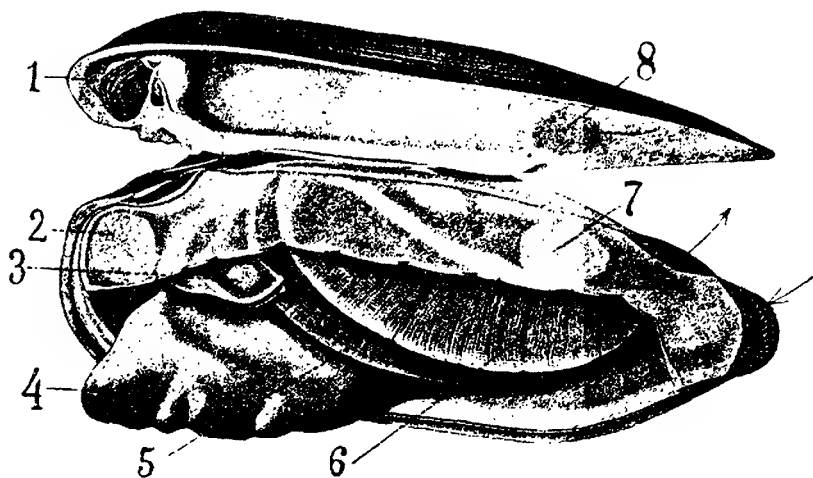


Рис. 186. Перловица (*Unio*) с разрезанными мускулами-замыкателями и с открытой раковиной. 1—место прикрепления переднего мускула-замыкателя к левой створке; 2—передний мускул-замыкатель; 3—околоротовые придатки; 4—нога; 5—внутренняя жабра; 6—наружная жабра; 7—задний мускул-замыкатель; 8—место его прикрепления к левой створке; стрелки обозначают направление тока воды в сифонах. По Пфуртшеллеру.

и действительно служащий для движения моллюсков, причем он в различных классах и отрядах может весьма изменять свою форму: принимать форму двух лопастевидных плавников (рис. 187), превращаться в щупальца, или руки, сидящие кругом рта и тоже служащие для движения (рис. 188) и т. п., а иногда может и отсутствовать.

Таким образом и раковина, и мантия, и нога, будучи органами, характерными для моллюсков, отнюдь не являются обязательными. Главной характерной чертой типа, как это бывает в большинстве случаев, является строение нервной системы. Нервная система представляет собой совокупность парных ганглиев, соединенных перемычками, из коих продольные называются коннективами, а поперечные—коммиссурами (рис. 183). Наиболее постоянными являются: пара головных, или церебральных ганглиев;

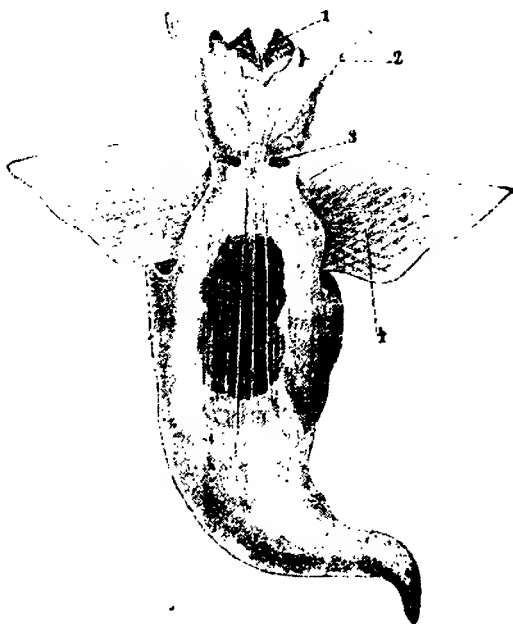


Рис. 187. Крылоногий моллюск *Clione limacina*. 1—придатки, сидящие около рта; 2—головные щупальца; 3—ресничные ямки, считающиеся за obligatory; 4—две лопасти ноги, припавшие форму крыловидных плавников. По Вагнеру.

пара ганглиев ножных, или педалных, лежащих в ноге, которую они иннервируют, и соединенных коннективами с головными, а иногда продолжающихся кзади в пару брюшных стволов (рис. 189, В); затем пара ганглиев плевральных, соединенных коннективами, как с головными, так и с ножными; с ними соединяется пара ганглиев парietальных, в свою очередь соединенных коннективами со следующей парой, иннервирующей внутренности и потому называемой висцеральной (рис. 189, В). Иногда, вследствие сли-

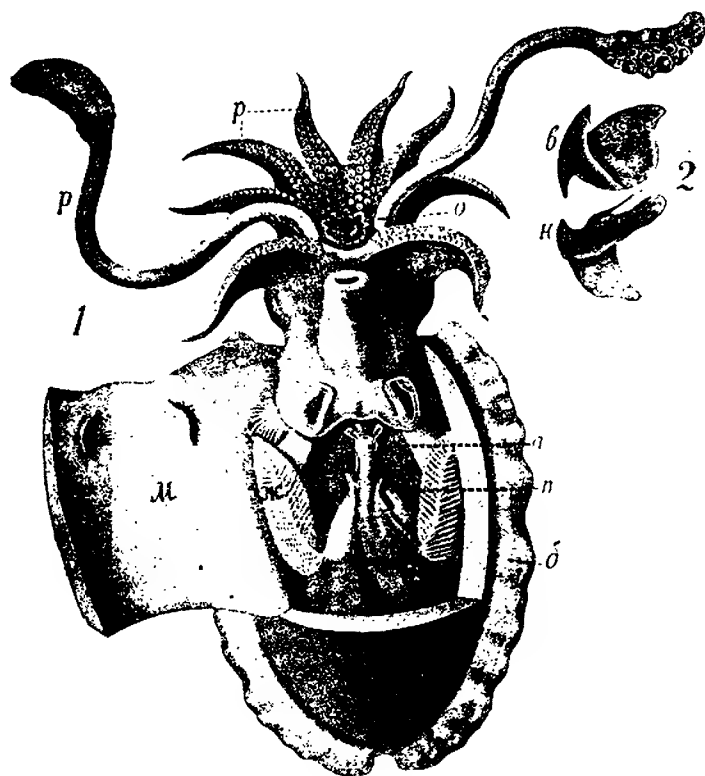


Рис. 188. 1 — каракатица (*Sepia*) со вскрытой мантийной полостью. о — рот; позади рта видна воронка, морфологически представляющая видоизмененную часть ноги, а физиологически — орган передвижения посредством выпрыскивания через нее воды из мантийной полости; р — щупальца, или, руки, из которых два длиннее прочих; а — задний проход; п — находящиеся по бокам его пара сосочков, на коих помещаются наружные отверстия органов выделения; справа еще видно половое отверстие; б — кожная оторочка по бокам тела; м — мантия; жс — жабры. 2 — челюсти каракатицы: е — верхняя, н — нижняя. По Пфуртшеллеру.

ния ганглиев между собой, число их низводится до трех пар (головной, сливающейся с плевральной, затем ножной и, наконец, висцеральной, сливающейся с парietальной) (рис. 190), а также число ганглиев может увеличиваться вследствие возникновения второстепенных ганглиев, вероятно, обособлением от главных (рис. 189, В).

У примитивных форм вместо ганглиев и коннектив тянутся стволы с равномерно распределенными в них ганглиозными клетками (рис. 184, В).

У червеобразных моллюсков сем. *Chitonidae* от окружающей глотку в виде кольца массы тянутся 4 ствола: 2 лежащие в ноге и 2 на боках

тела. Первые соответствуют, может быть, брюшным стволам червей, а вторые — исключительная принадлежность моллюсков. Через сконцентрирование ганглиозных клеток на ножных стволах образовались ножные ганглии и соединяющие их с головными коннективы, а через сконцентрирование ганглиозных клеток на краевых стволах — плевральные, париетальные и висцеральные ганглии и соединяющие их друг с другом и с головными ганглиями коннективы. В виду характерности присутствия для моллюсков четырех нервных стволов или их гомологов, их можно назвать *Tetraneura*, т. е. четверонервными (Schimkewitsch, 1890).

Органы чувств моллюсков представлены глазами, сидящими в числе одной пары по бокам головы; или на щупальцах, или в большом числе на краю мантии, выступающем из-под раковины. По строению глаза являются еще более высоко организованными, чем у червей. В ноге, около ножных ганглиев, но получая нервы от головных, залегают чаще в числе одной

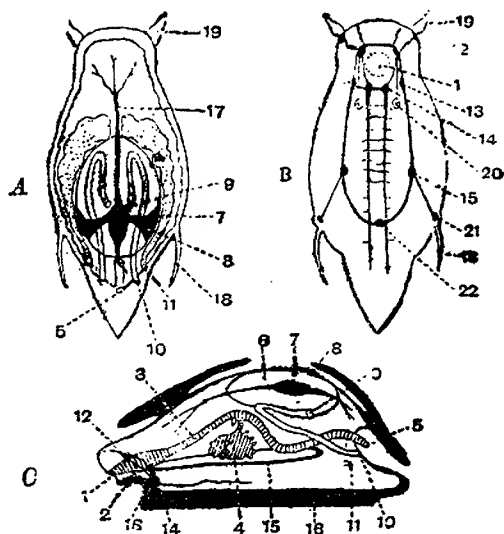


Рис. 189. Схема организации моллюсков: А — со спины; В — с брюшной стороны; С — сбоку. 1 — рот; 2 — коннективы, соединяющие головные ганглии с ножными; 3 — пищевод; 4 — печеночные придатки средней кишки; 5 — задний проход; 6 — полость перикардия; 7 — сердечный желудочек; 8 — предсердие (на С — стенка перикардия); 9 — воронка метанефидия, открывающаяся в перикардияльную полость; 10 — его наружное отверстие; 11 — отверстие половых органов; 12 — головные ганглии; 13 — плевральные ганглии; 14 — ножные ганглии; 15 — париетальные ганглии; 16 — нога; 17 — передняя артерия; 18 — жабры; 19 — щупальца; 20 — слуховой пузырь; 21 — ганглий околожаберного органа чувств (обязательного); 22 — висцеральный ганглий. По Ра-Девкстеру.

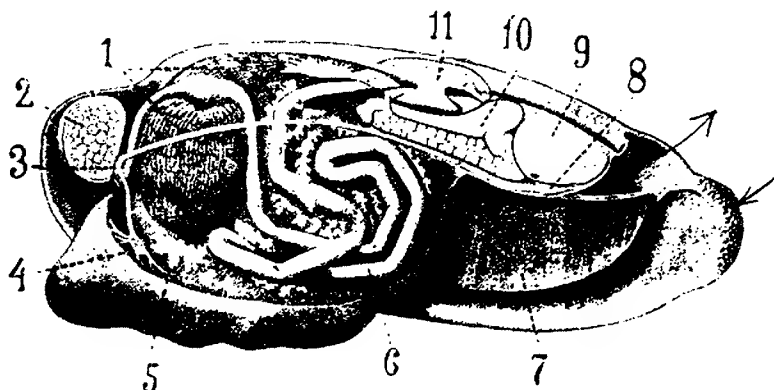


Рис. 190. Перловица (*Planorbis*) вскрытая. 1 — печень; 2 — передний мускул-замыкатель; 3 — головной ганглий левой стороны; 4 — ножной ганглий той же стороны; 5 — половые органы; 6 — извилины кишки; 7 — жабры; 8 — внутренностный ганглий левой стороны; 9 — почки; 10 — желудочек сердца, а ниже его лежит предсердие левой стороны. По Ифуртшеллеру.

пары, а иногда в большом числе (см. стр. 183)статоцисты (рис. 189, В). В мантийной полости часто имеется около жабры особый орган чувств (осфрадий), служащий для распознавания свойств воды, входящей в полость и приравниваемой обонятельному. Вообще органы чувств довольно разнообразны и многочисленны у моллюсков. В коже некоторых головоногих (*Chiroteuthis*) находятся такие органы, которые, напоминая своим строением глаза, в то же время вместо хрусталика имеют громадную пигментную (след. не прозрачную) клетку и которые могут быть приняты только за органы теплового чувства.

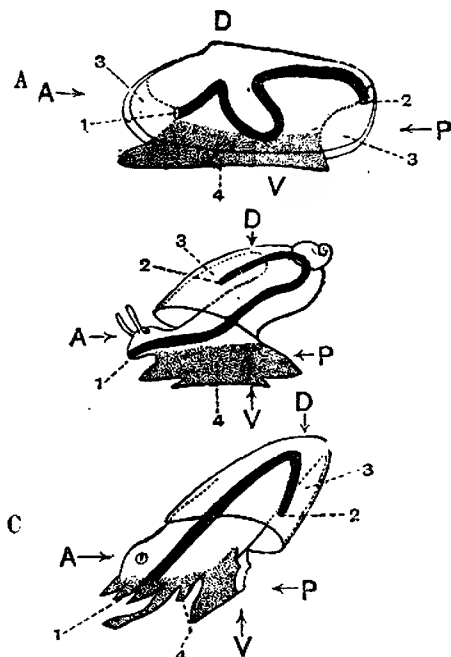


Рис. 191. Схема различного расположения кишечника у различных моллюсков. А — передне-задняя ось; D — V — спинно-брюшная ось. 1 — у пластинчато-жаберных; II — у одной группы брюхоногих; С — у головоногих. 1 — рот; 2 — задний проход; 3 — мантийная полость; 4 — нога, у головоногих частью видоизменившаяся в щупальца, или руки. По Ра-Ленкстеру.

Кровеносная система состоит из сосудов и сердца, лежащего на спине и состоящего обыкновенно из двух предсердий, куда поступает окисленная кровь из жабр, и желудочка с мускулистыми стенками. Из желудочка, получающего кровь из предсердий, она разносится по всему телу, сначала по сосудам, а потом по пространствам, лежащим между органами, или синусам, и поступает опять в жабры (см. ниже) для окисления (рис. 191, А и С).

Если явился центральный орган кровообращения — сердце, то мы уже можем отличать двоякого рода сосуды, уносящие из него кровь, или артерии, и приносящие, или вены.

В отличие от червей, у которых кровеносная система представляет замкнутый ряд полостей, мелкие ветви сосудов у моллюсков стоят в сооб-

Кислечник, снабженный обыкновенно боковыми выступами, обособленными в виде железы, которой присваивается название печени, хотя она соединяет функцию печени и поджелудочной железы высших животных (*hepatopancreas*), начинаясь на голове ротовым отверстием, у примитивных форм заканчивается задним проходом на заднем конце тела, но у большинства моллюсков он образует загиб и открывается в мантийную полость то на правой стороне, то на брюшной, то на спинной обыкновенно ближе к правой стороне (рис. 191). В глотке большинства моллюсков, хотя не всех, залегает на нижней поверхности особый мускулистый выступ — терка, или радула (*radula*), снабженный хитиновыми разнообразно расположенными зубцами и поддерживаемый иногда хрящем (рис. 192). Радула, свойственная как и нога, только моллюскам, движениями взад и вперед, помогает перетиранию пищи.

щении с полостями между органами и даже с межклеточными полостями, почему кровообращение моллюсков представляется незамкнутым.

Также характерным органом для этого типа являются жабры, чаще всего в виде пары придатков, сидящих с боков между стенкой тела и основанием мантии (рис. 183, 186, 188). В большинстве случаев, хотя не всегда, жабры моллюсков можно свести к гребенчатым, или точнее перистым жабрам (ктенидии), состоящим из главного ствола и двух рядов боковых, на подобие пера расположенных, ветвей.

Моллюски — животные вторично-полостные и нечленистые. В теле их есть целом, но он по большей части весьма редуцирован и представлен, во-первых, половыми полостями, а во-вторых, двумя полостями, лежащими около сердца и его окружающими, и потом сливающимися у взрослого моллюска в одну. Эта полость носит название перикардиальной, а ее стенка — перикардия.

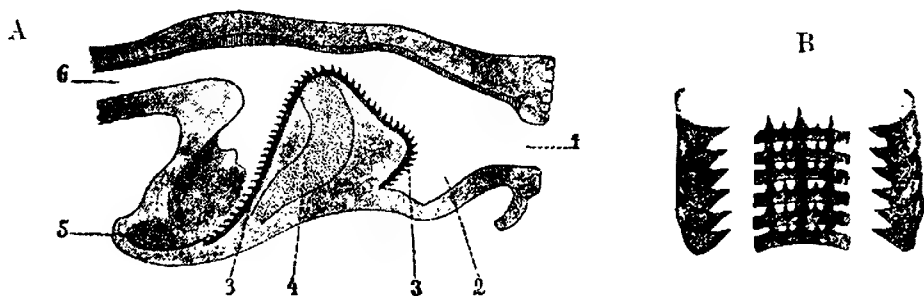


Рис. 192. А — часть глотки моллюска с радулой (в продольном разрезе). 1 — рот; 2 — углубление на брюшной стороне глотки; 3 — радула; 4 — хрящ, ее подпирающий; 5 — мускулистая стенка мешка, в котором радула помещается; 6 — пищевод. В — небольшая часть радулы моллюска, состоящей из среднего ряда пластинок, несущих по несколько зубчиков, и двух боковых рядов с более крупными зубцами. Из Л. и В. Шимкевич.

При развитии сердце образуется срастанием двух желобков, образованных внутренними стенками двух перикардиальных полостей, т. е. тех, которыми полостями обращены друг к другу и которые соответствуют спинному мезентерию (Schimkewitsch, 1885). Если желобки охватывают при срастании заднюю кишку, то у взрослого моллюска сердце оказывается пронизанным кишкой, что наблюдается у некоторых групп (рис. 193).

Все остальное пространство между органами заполнено сильно развитой соединительной тканью и мускулатурой. Совершенно подобно целому червей, перикардиальная полость сообщается с наружной средой при помощи выделительных органов — почек, или метанефридиев, открывающихся у некоторых моллюсков в эту полость настоящей мерцательной воронкой (рис. 193). Функция этих органов выделительная, но они обыкновенно выделяют индигокармин, тогда как аммиачный кармин выделяется или особыми придатками перикардиальной полости (перикардиальными железами), или просто отлагается в клетках соединительной ткани (Cuénot, 1899).

У наиболее древних и первичных форм, как червеобразные *Solenogastres* и *Chitonidae* (рис. 184, А), отношения полости тела напоминают

еще более червей, так как у Chitonidae сохраняется еще и участок полости тела около кишечника, а у Solenogastres сохраняется сообщение между полостями гонад и перикардиальной, так что половые продукты выходят через эту последнюю и через метанефрии. Но у громадного большинства моллюсков полости гонад совершенно отделены от перикардиальной, хотя во многих случаях половые пути еще сохраняют с метанефридиями общее

выходное отверстие. Отметим, что моллюски не только часто бывают гермафродитны, но яйца и личинки иногда развиваются в одной и той же гонаде.

Личинка большинства моллюсков (veliger) чрезвычайно напоминает трохофу червей, также имеет временные протонефрии и вообще отличается от трохофы лишь второстепенными признаками, напр., присутствием на спинной стороне небольшого эктодермического углубления, в котором появляется первый зачаток раковины и которое называется раковиным мешком, и т. п. Ясного указания на членистость в развитии моллюсков не проявляется. Таким образом, моллюски также произошли, повидимому, от каких-то червеобразных вторично-полостных, и притом, вероятно, нечленистых форм, но ука-

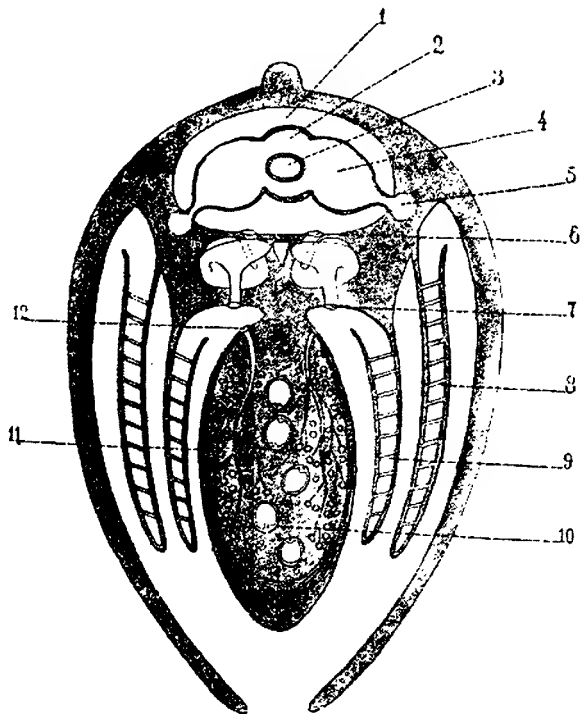


Рис. 193. Поперечный разрез беззубки (Anodonta). 1 — околосердечная полость; 2 — полость желудка сердца; 3 — проходящая через сердце кишка; 4 — полости предсердий; 5 — приносящие в них кровь сосуды; 6 — отверстия, которыми органы выделения сообщаются с околосердечной полостью; 7 — отверстия, которыми эти органы открываются наружу; 8 и 9 — наружные и внутренние жабры; 10 — кишка, перерезанная в ноге несколько раз; 11 — нога; 12 — наружное отверстие половых органов, помещающихся в ноге.

Из Л. и В. Шимкевич.

зать — от каких именно, мы покуда не можем. Во всяком случае не от олигомерных форм, от которых моллюски так же, как и прочие черви резко отличаются по развитию целома. Существенные изменения, которые при этом произошли, касались полости тела и нервной системы. Первая, вследствие сильного развития мезенхимы, была низведена к небольшим участкам, как полости перикардия и гонад. Вторая утратила характер стволов с равномерно расположенными клетками и, через сконцентрирование последних в определенных местах стволов, превратилась в несколько пар ганглиев, соединенных перемычками, не содержащими клеток. Кроме того,

появились специально для моллюсков характерные органы: мантия, раковина, нога, радула, жабры, или ктенидии, и другие ¹⁾.

Иначе обстоит дело с типом членистоногих (Arthropoda), которых связь с полимерными червями вполне ясна и наглядна.

Первое, что бросается в глаза при сравнении любого из членистоногих, т. е. ракообразного (Crustacea) паукообразного (Arachnida) (рис. 194), многоножки (Myriapoda) (рис. 196, А), или насекомого (Insecta s. Hexapoda) (рис. 196, А), с членистым вторично-полостным червем (рис. 195, С) — это то, что тело членистоногого, будучи также метамерным, состоит, однако, из частей, далеко не одинаковых. У высших червей мы отличаем передний членик, или головную лопасть, и задний членик, или хвостовую лопасть, от прочих члеников, устроенных более или менее одина-

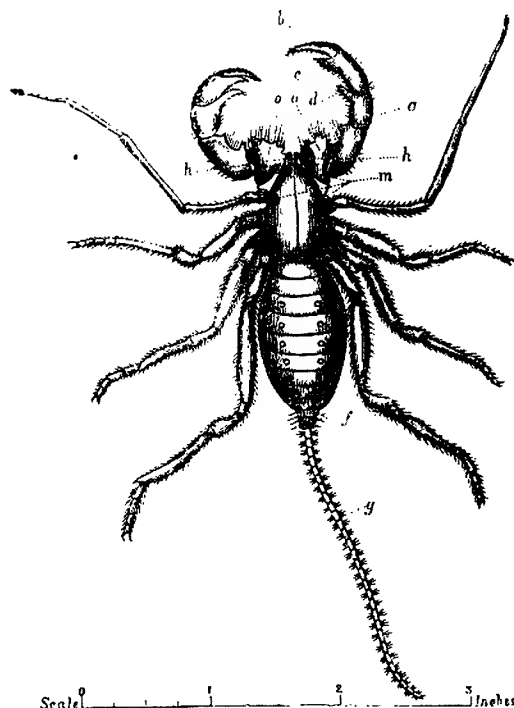


Рис. 194. Паукообразное *Mastigoproctus giganteus*. а — вторая пара челюстей (pedipalpi) с их основным члеником (о) и коготковидными придатками (b, c, d); f — задние членики брюшка, образующие postabdomen, несущий хвостовидный придаток (g); h — первая пара челюстей (chelicerae); m — глазки. Из Шпелера.

¹⁾ Впрочем, некоторые (Pelseneer, 1900; Thiele, 1902; Naef, 1911) принимают, что предками моллюсков могли быть и членистые формы. В присутствии у весьма древних головоногих моллюсков (четырежаберных) двух пар метанефридиев, двух пар жабр, двух пар предсердий видят следы метамерии, но с другой стороны возможно допустить, что вторая пара метанефридиев и других названных органов произошла удвоением первой. Если же признавать филогенетическое значение за трохофорой, то возможно допущение, что моллюски обособились от первично-полостных подобных трохофоре форм. Наконец, многие принимают, что исходной формой для моллюсков надо считать плоских бесполостных червей, с которыми моллюски представляют некоторое сходство по строению нервной системы, ибо некоторым плоским червям свойственны также 4 нервных ствола, как и моллюскам сем. Chitonidae, а именно пара брюшных и пара боковых стволов (Simroth, 1891, Lang, 1900). На сходство некоторых моллюсков с плоскими червями обращали внимание давно, но эти моллюски являются несомненно формами упрощившимися. Насколько сбивчивы наши представления в этом отношении видно, напр. из того, что в то время, как обыкновенно принимают червеобразных двусимметричных моллюсков, как Chitonidae (рис. 184, А) и Solenogastres, за древнейшие формы (Spengel, 1881), новейшие исследователи древнейшими считают головоногих (рис. 188) и некоторых брюхоногих (Naef, 1911). Позднейший исследователь Однер (Ondner, 1921) считает Solenogastres за особую группу, сближаемую им с турбелляриями, и считает происшедшей вместе с последними, а также с немуртиними и нематодами из общего ствола.

ково и несущих совершенно одинаково устроенные нечленистые конечности, или параподии. На голове имеются глаза, мерцательные ямки, усики, т. е. ряд органов чувств, но нет таких придатков, которые представляли бы видоизменение конечностей, или параподиев. Иное мы видим у членистоногих, конх конечности, в большинстве случаев членисты. У многоножек, которых тело состоит из ряда однообразно устроенных простых метамер, несущих по одной паре ножек (у Chilopoda, рис. 195, А), или образованных слиянием из двух метамер каждая и несущих по две пары ножек (у Diplopoda), мы все-таки видим, что несколько передних метамер уже присоединились к головной лопасти, а их конечности образовали

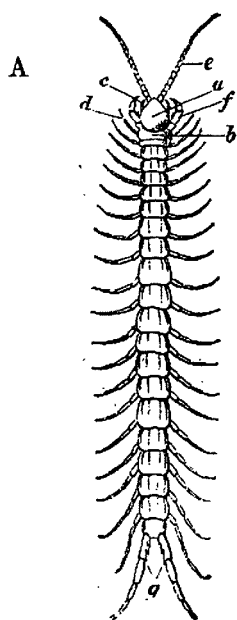


Рис. 195. А — многоножка *Scolopendra morsitans*. а — голова; b — ближайший к ней членик; c, d, f — ее конечности; e — усики; g — задняя пара конечностей. С — кольчатый червь *Nereis pelagica*. Из Шиплея.

приротовые придатки, которые носят название верхних и нижних челюстей, ногочелюстей и т. п. Сидящие на голове многих членистоногих усики, или antennae (обыкновенно у ракообразных их две пары, у насекомых и многоножек — одна пара, у паукообразных их нет вовсе), представляют тоже не что иное, как видоизмененные конечности передних, слившихся с головной лопастью, метамер. У некоторых низших ракообразных, обе пары (у Ostracoda), или одна задняя пара (у Cladocera) усиков могут служить для плавания, а у личинки (Nauplius) низших ракообразных не только обе пары усиков, но и пара верхних челюстей служат для той же

цели (рис. 217). У зародыша насекомых (рис. 196, В) как усики, так и прочие придатки головы лежат позади рта и ничем не отличаются сначала от следующих за ним бугорков, представляющих собой зачатки прочих конечностей. Потом усики постепенно перемещаются кпереди, а рот отодвигается кзади, и они делаются предротовыми конечностями. Мы не знаем филогенетической причины такого перемещения, но во всяком случае можем

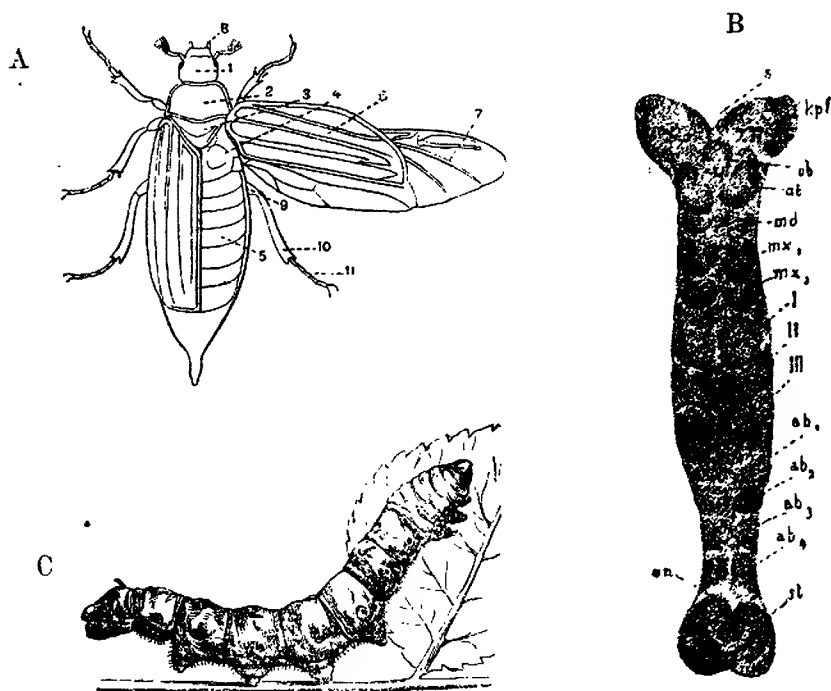


Рис. 196. А — самец майского жука (*Melolontha vulgaris*). 1 — голова; 2, 3, 4, — три членика груди; 5 — брюшко; 6 — передняя пара крыльев, обращенная в твердые надкрылья для защиты задней пары — 7, 8 — щупальца нижней пары челюстей; 9 — 11 — части ножек. Из Шиплея. В — зародыш рыжего таракана *Phyllodromia germanica*, снятый с яйца. kpf — головная лопасть, разделенная выемкой (s) на две половинки; ob — верхняя губа; at — усики, лежащие еще позади рта; md — верхние челюсти; mx — первая пара нижних челюстей; mx₂ — вторая пара нижних челюстей, образующая нижнюю губу. I, II, III — три членика груди с их ножками; ab₁ — ab₄ — ножки члеников брюшка, существующие только в зародышевом состоянии; st — хвостовая лопасть; an — заднепроходное вдавление. По Холодковскому. С — шелковичный червь, или личинка тутового шелкопряда, т.-е. бабочки *Bombyx mori* (голова справа). Из Шиплея.

утверждать, что усики членистоногих отнюдь не соответствуют усикам высших червей, у которых эти органы представляют собой вовсе не конечности (параподии) передних метамер, а простые осязательные придатки головной лопасти (т.-е. верхней части трохофоры). Итак, первое отличие членистоногих состоит в том, что передние метамеры вместе с их конечностями образуют голову и ее придатки. Но и последующие метамеры тоже неоднородны. Хотя конечности их устроены более однообразно, чем головные придатки, но все же по форме члеников и по форме конечностей или их отсутствию, мы отличаем у насекомых, напр., метамеры груди (thorax), числом

три, несущие три пары ног и обыкновенно 2 пары крыльев, а затем несколько метамер брюшка (abdomen), обыкновенно лишенных конечностей у взрослого насекомого. Однако, среди низших бескрылых насекомых (Apterygota) есть формы, которые имеют от одной до трех пар ножек на брюшке, как напр., отряд лишенных усиков Protuga, у которых три передние абдоминальные членика несут маленькие ножки (рис. 197). Кроме того у многих личинок (рис. 196, С), а у других насекомых у зародыша, находящегося еще в яйце (рис. 196, В), абдоминальные членики могут нести ножки, которые у взрослого насекомого или исчезают, или иногда видоизменяются в небольшие придатки брюшка, как cerci у таракана и других¹⁾.

У многих ракообразных и всех паукообразных (рис. 194) голова слита с грудью и образует головогрудь (cephalothorax), а прочие чле-

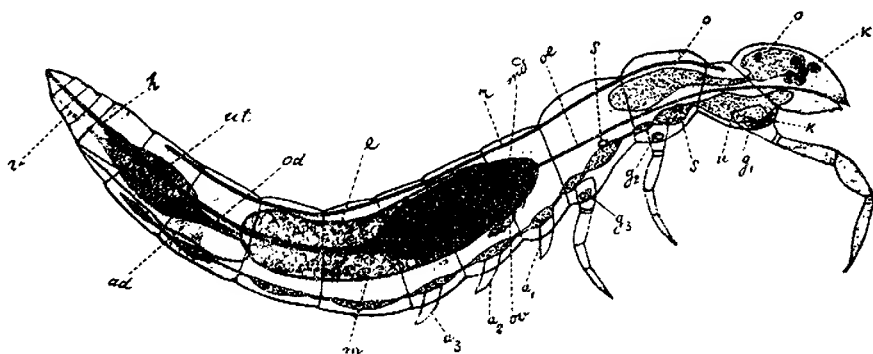


Рис. 197. Бескрылое насекомое *Eosentomon silvestrii*: о — надглоточный ганглий; к — железистые выделения; u — g_1 — g_3 — ганглии брюшной цепочки; a_1 — a_3 — абдоминальные ножки; ов — яичник; m — мальпигиевы сосуды; od — яйцевод; v, — влагалище; h — задняя кишка; ut — матка; с — созревшее яйцо; r — сердце; md — желудок; oe — пищевод; s — стигмы. По Римскому-Корсакову.

ники образуют брюшко. Грудные членики несут обыкновенно конечности, а брюшко может иметь их, или иметь в видоизмененной форме (напр., паутинные сосочки пауков, сидящие на заднем конце брюшка), или вовсе не иметь во взрослом состоянии, но в эмбриональном состоянии членики брюшка по большей части имеют ножки. Итак, главное отличие членистоногих, кроме членистости их конечностей, состоит в том, что метамеры их могут складываться в комплексы, различные между собой по устройству и отправлениям.

Перейдем теперь к обзору прочих органов членистоногих. О форме тела говорено было выше. Относительно конечностей надо добавить, что число их чрезвычайно варьирует. Что касается до головных, то их может

¹⁾ Предположение, что жало перепончатокрылых, представляющее видоизменение яйцеклада, и яйцеклад прямокрылых представляют тоже модификацию абдоминальных ножек не подтверждается, так как зачатки этих органов замечаются не на одной линии с абдоминальными ножками, а ближе к срединной линии, и кроме того, членики, их несущие, имеют зачатки и настоящих абдоминальных ножек.

быть только 2 пары, как, напр., у паукообразных (рис. 198), у которых имеются верхняя пара челюстей, или хелиперы (chelicerae), и нижняя, или педипальпы (pedipalpi), а усиков нет. У насекомых (рис. 199) имеется одна пара усиков (кроме Protura, рис. 197), пара верхних челюстей, или жвал (mandibulae), пара нижних челюстей (maxillae 1-й пары) и еще пара слившихся вместе для образования нижней губы конечностей, называемых второй парой нижних челюстей (maxillae 2-й пары). У ракообразных находим две пары усиков (первая — antennulae и вторая — antennae), пару верхних челюстей, две пары раздельных нижних челюстей, но кроме того передние ножки тоже могут изменять форму и служат уже не для хождения, а помогают при еде и называются ногочелюстями (pedes maxillares). Число

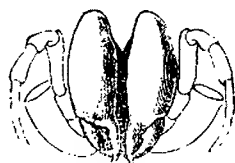


Рис. 198. Головные конечности паукообразного — сенокосца (*Phalangium sorpium*). Сверху хелиперы, снизу — педипальпы со щупальцами.

их может достигать 5 пар. Грудные, или торакальные конечности бывают в числе 3 пар у насекомых, 4 пар у паукообразных, в большем числе у ракообразных. У высших ракообразных число их неодинаково, но в совокупности общее число ногочелюстей и грудных ножек постоянно: восемь пар. Брюшные, или абдоминальные, конечности свойственны большинству ракообразных, а у насекомых и паукообразных обыкновенно имеются лишь их видоизмененные рудименты (стр. 234). Наконец, у многоножек нельзя отличить торакальных ножек от абдоминальных, так как все ножки и несущие их членики устроены более или менее одинаково.

Накожные покровы представляют у членистоногих замечательное развитие защитного слоя хитина, выделяемого нижележащим эпителием. Так как твердый покров этот не может расти, то рост членистоногих сопровождается последовательными линьками, т. е. выделением нового слоя хитина и сбрасыванием старого. Вполне развитое насекомое перестает линять и, след.,

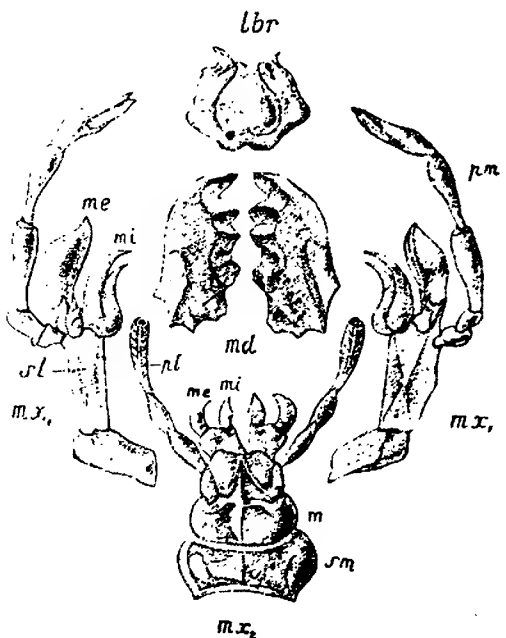


Рис. 199. Грызущие ротовые части таракана: lbr — верхняя губа; md — жвалы; mx₁ — нижние челюсти; mx₂ — челюстное щупальце; st — нижнечелюстной членик, его несущий; me и mi — наружные и внутренние части конечного нижнечелюстного членика и нижней губы (mx₂); pl — губное щупальце; m — членик нижней губы, несущий губные щупальца; sm — основной членик ее. Из Ланга.

Накожные покровы и кутикула членистоногих

перестает расти, но большинство прочих членистоногих продолжают линять и расти в течение всей жизни¹⁾. Этот хитиновый покров служит местом прикрепления мышц, при чем в области сочленений часто вдается внутрь в виде выступов — энтопофизов, часто полых и служащих для прикрепления мышц. Впрочем, у некоторых членистоногих (немногих ракообразных, паукообразных, *Iulidae* из многоножек) над передними ганглиями нервной цепочки образуется частью соединительно-тканная, частью из метаморфозированной мышечной ткани сухожильная пластинка — эндостернит (рис. 200, А), которая представляет шаг к образованию мезодермического скелета (мезоскелета), имеющего такое широкое развитие у позвоночных. Точно так-же, как костный и хрящевой скелет позвоночных, так и эта пластинка служит местом прикрепления мышц, идущих у членистоногих главным образом к конечностям (рис. 200,

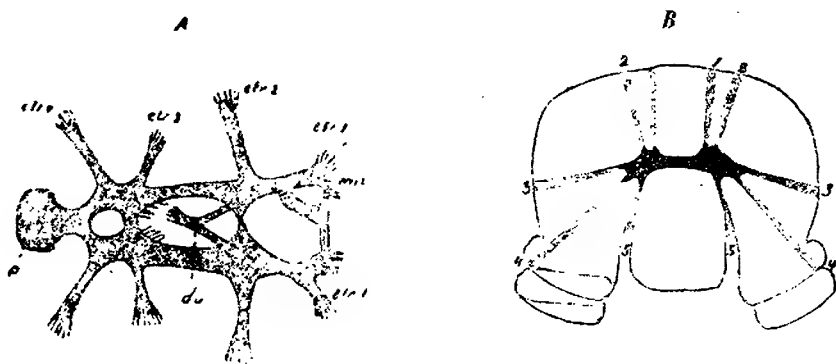


Рис. 200. А — эндостернит, или сухожильная пластинка телифона — *Thelyphonus asperatus*; $etr^1 - etr^4$ — боковые отростки; dv — отростки, направленные к спине; p — задний отросток. По Таргани. В — отношение мускулов к эндостерниту у пауков в разрезе. 1 и 2 — мускулы, идущие от эндостернита к спинной поверхности головогруды; 3 — к боковой ее поверхности; 4 и 5 — к ногам. По Шимкевичу.

В, Schimkewitsch, 1894)²⁾. В расположении продольных мышц, там, где оно сохранило первичный характер, замечается ясно, как у высших червей, четверное расположение, а именно 2 брюшных и 2 спинных мышечных ленты, поделенных на участки, сообразно сегментации самого тела.

¹⁾ У червей верхний кутикулярный покров по мере роста животного спадает по частям, а не в виде чехла (кроме некоторых круглых червей; см. стр. 23). Из насекомых только у некоторых низших бескрылых насекомых, как, напр., *Macrotoma* (*Tomocerus*) *plumbea* (Sommer, 1885), если только не у всех *Arterygota*, линьки продолжают в течение всей жизни, а у прочих ограничены лишь личиночным периодом или периодом роста (у *Arterygota*), при чем число их различно и у некоторых поденок (*Cloëon*) достигает 23. Впрочем, не линяющие во взрослом состоянии формы встречаются и среди других членистоногих. Таковы некоторые из ракообразных (напр., циклопы) и большинство паукообразных и часть многоножек. Возможно, что линька имеет еще и значение процесса удаления в виде хитина углеродистых и азотистых соединений, т.е. аналогична процессу выделения.

²⁾ Зачаток подобного сухожильного центра, лежащий также непосредственно за головным ганглием, имеется у *Dinophilus* между червями (Schimkewitsch, 1900).

Нервная система и органы чувств членистоногих.

Нервная система построена по типу членистых вторично-полостных червей, т.е. состоит из головного, или надглоточного ганглия и двурядной брюшной цепочки ганглиев, но одновременно с изменением в конфигурации тела изменяется и однообразная повторяемость ганглиев и комиссур. Ганглии нескольких сегментов могут сливаться между собой (рис. 201, А), и чаще всего сливаются передние, дающие нервы в прототовые конечностям, ганглии в один подглоточный ганглия (рис. 201, В), а иногда все ганглии слива-

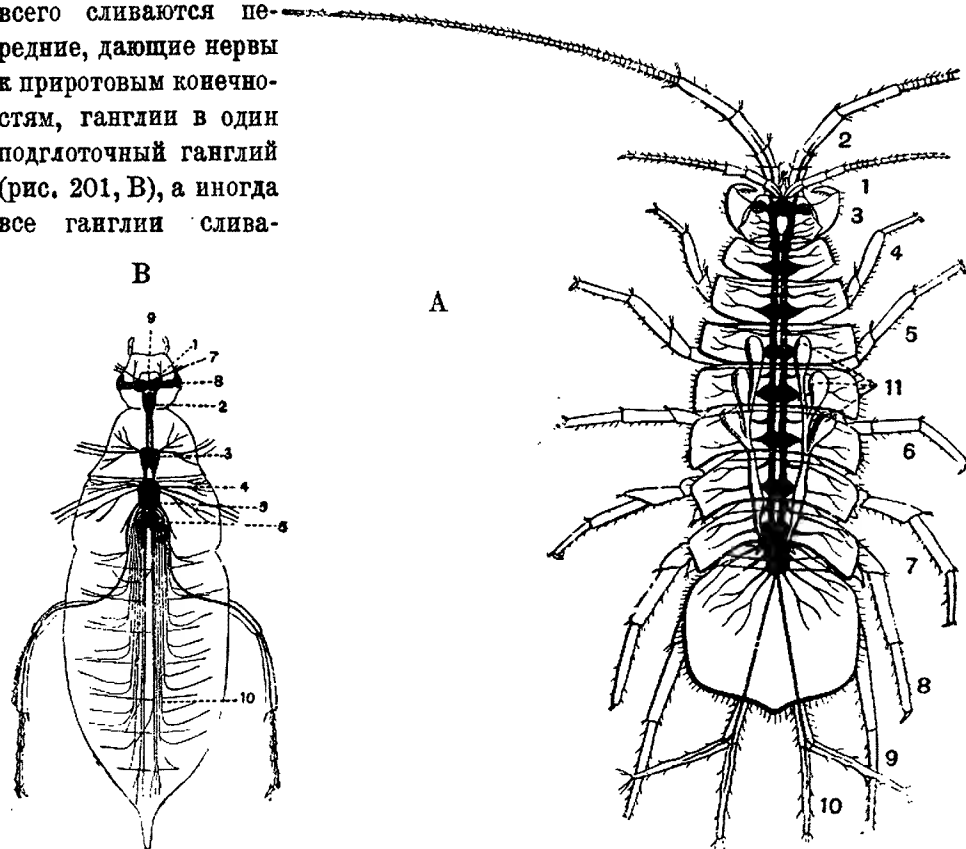


Рис. 201. А — *Asellus aquaticus*, пресноводный рачек. Нервная система изображена интенсивным черным цветом. 1 и 2 — две пары усиков; 3 — 9 — конечности груди; 10 — последняя пара конечностей брюшка; 11 — семенники с их протоками. По Сарсу. В — нервная система майского жука (*Melolontha vulgaris*). 1 — головной ганглия; 2 — подглоточный, слившийся из нескольких, соответствующих членикам зародыша, несущим прототовые части; 3 — передний грудной ганглия; 4 и 5 — два слившихся следующих грудных ганглиев; 6 — брюшные ганглии, слившиеся вместе; 7 — нервы усиков. 8 — зрительные нервы; 9 — начало симпатической системы; 10 — нервы в брюшке. По Филту и Юнгу.

ются в одну сплошную массу вместе с головным (рис. 208), прободенную пищеводом. Головной ганглия, у червей представленный в главной своей массе теменной пластинкой (стр. 218), у членистоногих всегда является сложным сам по себе, а кроме того, по мере обращения послеротовых конечностей зародыша в предротовые, с ним сливаются и соответствующие им ганглии. Даже у паукообразных, у которых нет усиков, в состав этого ганглия, кроме пары, дающей нервы к хелицерам, входит еще по крайней мере пять пар ганглиев (рис. 219). Весьма возможно, что у различных

членистоногих, кроме тех усиков, что мы видим теперь, исчезло бесследно некоторое и притом у разных классов различное число передних конечностей, замещавшихся новыми, мигрировавшими впереди при перемещении рта кзади. Есть указание, что у паукообразных исчезли две пары предротовых конечностей (см. стр. 250), а также и указание на то, что у многоножек (Neumons, 1897) и у насекомых (Uzei, 1898) имелись сегменты, ныне исчезнувшие и слившиеся с головной лопастью, а именно один сегмент лежал впереди несущего антенны (предантеннальный), другой — впереди несущего мандибулы (премандибулярный), и у многоножек эти сегменты иногда несут у зародыша зачатки конечностей, впоследствии исчезающие. Сколько таких метамер исчезло в каждом классе — мы точно не знаем. В то время как одни, напр., считают в голове насекомых весьма небольшое

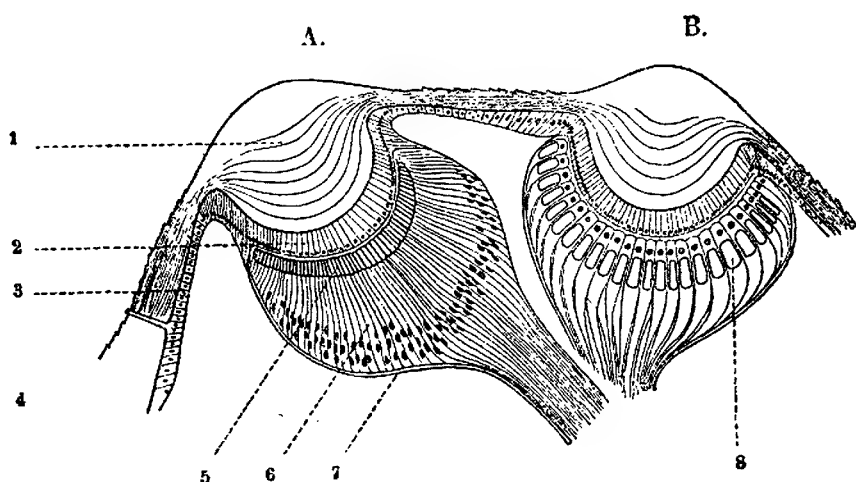


Рис. 202. Два простых глазка (А — передний и В — задний) паука-крестовника (*Erebia diadema*) в разрезе. 1 — хитиновая линза; 2 — слой эктодермических клеток, ее выделяющий, или стекловидное тело; 3 — клетки эктодермического эпителия, выделяющего хитин; 4 — палочки в клетках ретины (6); 7 — окружающая глаз оболочка; 8 — палочки, занимающие иное положение в задних глазках. По Гренахеру.

число метамер, другие (Janet, 1899) — насчитывают их до 9-ти. Во всяком случае, кроме метамер, несущих обычные конечности, в голове насекомых имеется еще метамера впереди усиков (предантеннальная) и впереди жвала (премандибулярная). Поэтому установить точное сравнение и гомологию конечностей между отдельными классами членистоногих покуда почти невозможно. От окологлоточных комиссур отходят нервы, сливающиеся в один и стоящие в связи с небольшими ганглиями, дающими нервы к органам пищеварения, сердцу и др. Этот комплекс нервов и ганглиев считается системой симпатической, заведующей некоторыми органами, не зависящими от воли животного. Впервые зачаток этой системы находится и у червей (рис. 169, nsm), но более полное развитие она получает лишь у позвоночных, хотя там она построена совершенно иначе. Органы чувств у членистоногих достигают высокой степени развития. Глаза у них двоякого типа. Простые (рис. 202) — представляют собой комплекс образующих

ретины зрительных клеток с палочкообразными перципирующими элементами внутри. Накожные покровы над этим комплексом образуют хитиновое утолщение — линзу, а выделивший ее слой эпителиальных клеток — носит название стекловидного тела. Такие глазки свойственны всем классам членистоногих, а у многоножек и паукообразных почти всегда глазки только этого типа. Но кроме этих и им подобных глаз, насекомым и ракообразным свойственны сложные, или фасетированные глаза, сидящие обыкновенно по бокам головы и всегда в числе двух. Они представляют как бы комплекс простых глазков, коих линзы все вместе являются в виде поля из многогранных фасеток, составляющих наружную поверхность глаза (рис. 203). Впрочем, весьма вероятно, что сложные глаза возникли не через соединение нескольких простых, а через дифференцировку одного простого. В некоторых простых глазках уже наблюдается соединение элементов ретины в определенные группы, подобные отдельностям сложного глаза. У насекомых бывают случаи нахождения лишь одних сложных глаз, но чаще между ними находится и несколько простых. На основании истории развития глаз членистоногих можно думать, что их ретина, подобно таковой моллюсков, червей и др., есть не что иное, как видоизмененная часть наружного эпителиального покрова и сами глаза представляют дальнейшее видоизменение ямковидных глаз (стр. 206).

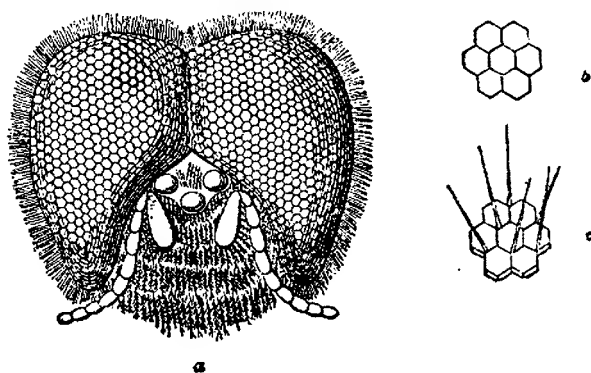


Рис. 203. Голова трутня, т.е. самца пчелы (*Apis mellifera*). Между большими сложными глазами 3 простых; **b** и **c** — отдельные фасетки сложного глаза, сильнее увеличенные. Из Гатчега.

У водных членистоногих, напр., у ракообразных, немногих личинок насекомых, — орган слуха, или, точнее, статический аппарат (см. стр. 183), устроен в виде статоцистов. У высших ракообразных они лежат, по большей части, в основном членике передней пары усиков (рис. 204) и имеют форму ямки, в которую вместо статолитов вкладываются самим животным извне песчинки, или, реже, замкнутого пузырька со статолитами. У других форм, а именно у немногих производящих звуки наземных насекомых, слуховой аппарат устроен совсем по иному принципу. Затем, некоторые ракообразные и паукообразные имеют на различных частях тела особые хитиновые волоски, стоящие в связи с лежащими под ними нервными аппаратами и считающиеся слуховыми. Действительно, Гензен показал, что различным звуковым тонам соответствуют колебания различных волосков, хотя это еще, конечно, не есть доказательство их слуховой функции. Наконец, многие членистоногие не имеют слухового аппарата вовсе. Вообще, находят в различных частях тела членистоногих различно устроенные волоски,

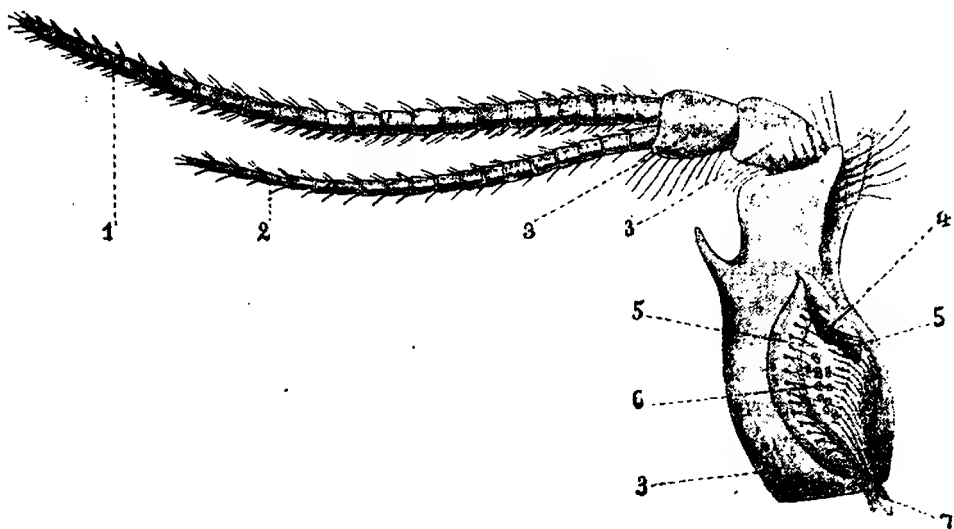


Рис. 204. Усик первой пары речного рака. 2 и 2' — его наружная и внутренняя ветви; 3 — три членика основной части усика; 4 — отверстие, ведущее в слуховую ямку; 5 — волоски, сидящие на стенке ямки; 6 — песчинки, находящиеся внутри ямки; 7 — нерв, подходящий к слуховой ямке. По Гексли, видоизменено.

Органы пищева-
рения и вы-
деления чле-
нистоногих.

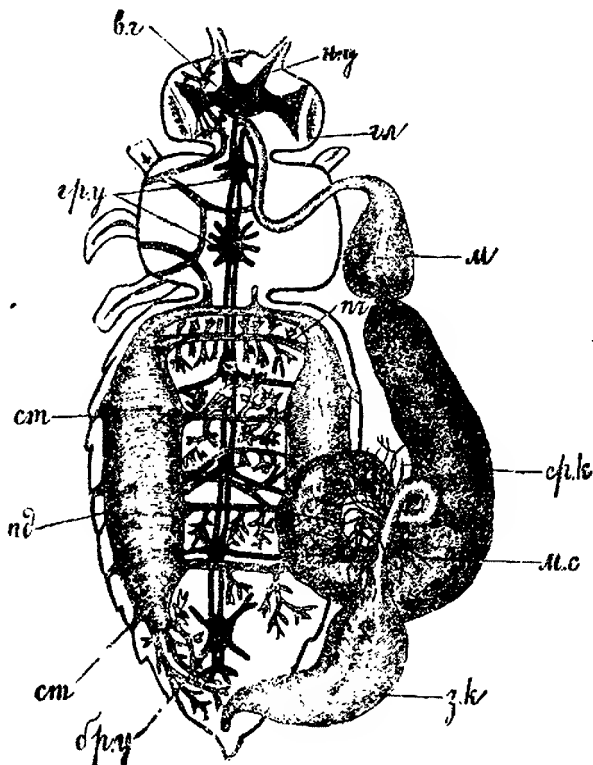


Рис. 205. Внутренние органы пчелы: гл. — головной ганглий с отходящими от него нервами к усикам (н.у.) и к глазам (г.у.); г.у. и б.у. — грудные и брюшные узлы нервной цепи; м. — расширение пищевода (зоб); ср.к. — желудок; м.с. — мальпигиевы сосуды; з.к. — задняя кишка; ст. — стигмы; пч. — трахеи; пб. — образованные ими расширения. Из Тихомирова.

которые считаются то обонятельными (главным образом на усиках), то вкусовыми (на шупальцах приротовых конечностей), то осязательными (по всему телу).

Пищеварительные органы состоят из передней, средней и иногда очень короткой задней кишок. Передняя и задняя кишки выстланы внутри хитиновым покровом и могут образовывать расширения, различного физиологического значения, а средняя кишка образует часто боковые выступы или печеночные придатки (рис. 205 и 206).

На заднем конце средней кишки как у

паукообразных (рис. 206, 208) и некоторых ракообразных, а именно Amphipoda (рис. 207), или на переднем конце задней, как у насекомых (рис. 205) и многоножек, имеются трубчатые придатки в различном числе, носящие общее название мальпигиевых сосудов. У насекомых они выделяют индигокармин, тогда как у многоножек, будучи введен в тело насекомого, задерживается особыми лежащими около сердца клетками (перикардиальными).

Не трудно видеть, что мальпигиевы сосуды насекомых и многоножек морфологически не соответствуют вовсе таковым ракообразных и паукообразных: последние, будучи производными средней кишки, являются энтодермическими, а первые, будучи производными задней кишки, эктодермическими, как и она сама.

Мальпигиевы сосуды ракообразных и паукообразных всего скорее могут быть сравнены с вышеупомянутыми печеночными придатками средней кишки, тем более, что эти последние иногда, напр. у Amphipoda, несут явственно экскреторную функцию (Гадд, 1902).

Кровеносная система имеется у большинства членистоногих. На спине, где у зародыша сходятся два спинных мезентерия (рис. 216), образуется мускулистый орган, занимающий у различных членистоногих различное положение по срединной линии. Орган этот и есть сердце, которое получает кровь из окружающей его полости, иногда более или менее обособляющейся и получающей название околосердечной, или перикардиального синуса, через боковые отверстия—устыща и гонит ее в отверстия, находящиеся на переднем и заднем концах, или по отходящим от сердца

артериям (рис. 207, 208). В общем кровеносная система членистоногих представляет сложную систему проходов (синусов) и полостей (лазун) между органами, представляющих частью — первичную, частью — вторич-

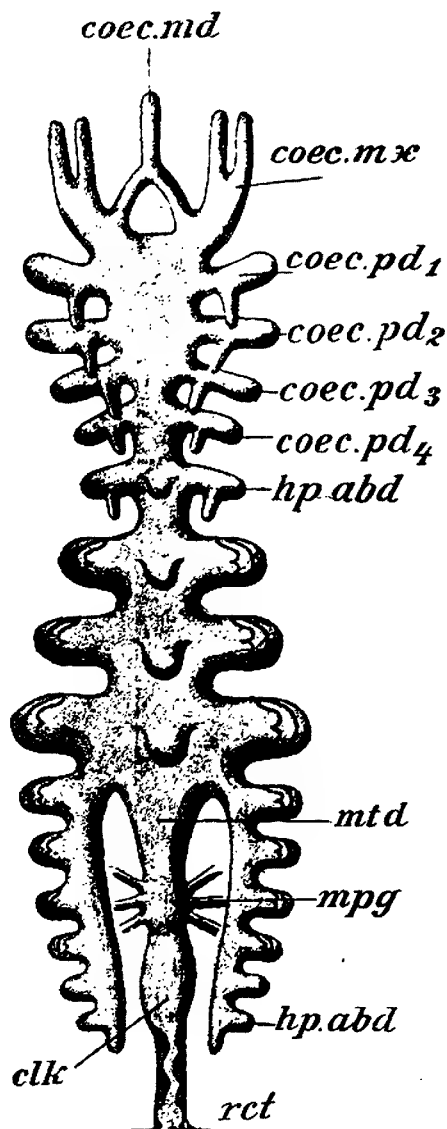


Рис. 206. Кишечник молодого *Thelyphonus*. Coes. mt, mx, pd₁—pd₄—слепые отростки головогруды; hp. abd—печеночные отростки брюшка; mpg—место впадения энтодермических мальпигиевых сосудов; mtd—средняя кишка; clk—расширение задней кишки для скопления испражнений; rct—задняя кишка. По Шимкевичу.

ную полость тела (стр. 246). Части кровеносной системы, ближайšie к сердцу, имеют свои явственно обособленные стенки и заслуживают название сосудов, а далее сосуды переходят уже в систему лаун и синусов, не имеющих своих собственных стенок и представляющих простые промежутки между внутренними органами. Такая незамкнутая кровеносная система, свойственная также, как мы видели, моллюскам (стр. 229) и, как увидим, оболочникам, может быть противопоставлена замкнутой кровеносной системе высших червей и позвоночных, у которых кровь все время течет по

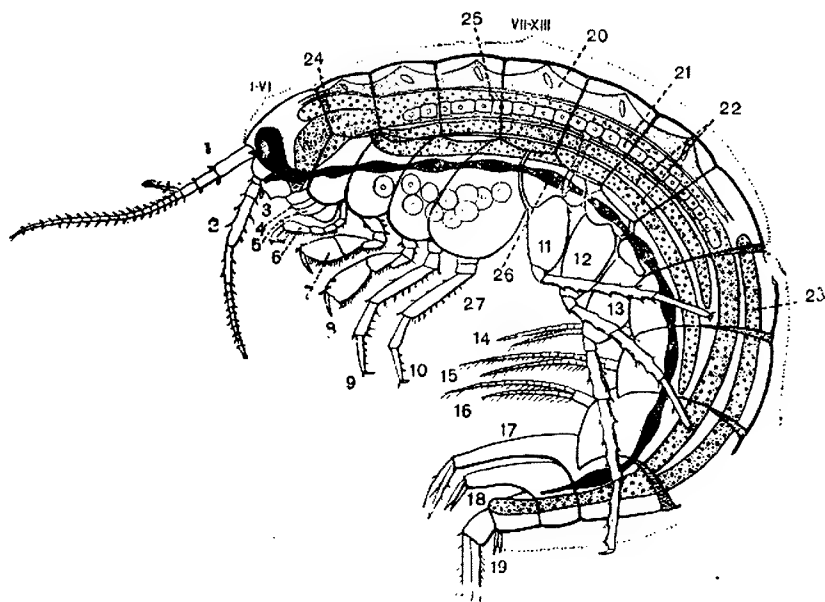


Рис. 207. Самка пресноводного рачка бокоплав — *Gammarus neglectus*. 1—VI—головогрудь; VII—XIII—сегменты груди, не слившиеся для образования головогруды и оставшиеся подвижными; XIV—XIX—шесть сегментов брюшка; 1 и 2—две пары усиков; 3—верхние челюсти; 4 и 5—две пары нижних челюстей; 6—ногочелюсти; 7—13—грудные, или торакальные, ножки; 14—19—шесть пар различно устроенных брюшных, или абдоминальных, ножек; 20—сердце с 6 парами входных боковых отверстий; 21—яйцевод; 22 и 24—печеночные отростки; 23—придатки задней части кишечника; 25—кишечник; 26—нервная система; 27—яйца, уже отложенные и носимые между пластинками грудных ножек. По Сарсу.

сосудам, имеющим самостоятельные стенки. Мы увидим, что у членистоногих нередко сохраняются участки настоящего целома (стр. 246) и поэтому в стенке сердца иногда имеются, подобно устьицам, симметрично-расположенные отверстия — кардио-целомические, по которым кровь может поступать из сердца в целом. Эти отверстия имеются у низших насекомых (Ковалевский, 1894), некоторых паукообразных (Шимкевич, 1906) и, повидимому, у многоножек (Dubosq, 1898). По некоторым данным, боковые артерии, свойственные паукообразным, но отсутствующие у других членистоногих, представляют собой не что иное, как каналы, идущие от кардио-целомических отверстий и получившие самостоятельные стенки (Pesker, 1909).

У некоторых членистоногих обнаружены особые фагоцитарные органы, представляющие скопление фагоцитарной ткани. Так, напр., у скорпиона (Cuénot, 1890; Ковалевский, 1897) над нервной системой тянется длинный ствол, клетки коего обладают фагоцитарной способностью. У домашнего сверчка по бокам сердца в области первых двух сегментов две пары таких органов (Cuénot, 1890; Ковалевский, 1897, и др.),

а также имеются у различных членистоногих и другие подобные же органы, образованные, вероятно, через видоизменение целотелиальных клеток.

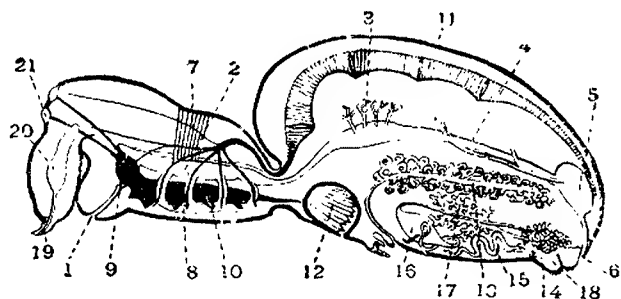


Рис. 208. Схема расположения органов у паука-крестовика *Eretra diadema*. 1 — рот; 2 — головогрудная часть передней кишки, служащая для сосательных движений; 3 — почечные протоки (печень отрезана); 4 — мальпигиевы сосуды; 5 — расширенная часть кишки, в которой собираются испражнения; 6 — задний проход; 7 — мускул, идущий от спинки к сосательной части кишечника; 8 — боковые слепые отростки головогрудной части кишечника; 9 и 10 — головной и все прочие ганглии, слитые в одну массу, прободенную пищеводом; 11 — сердце с боковыми входными отверстиями; 12 — легочные мешки; 13 — яичник; 14—17 — различной формы паутинные железы, выделяющие жидкость, затвердевающую в виде паутины; 18 — паутинные сосочки, на которых железы открываются многочисленными трубочками; 19 — крючок первой пары челюстей, на котором открывается проток слюноотделительной железы (20); 21 — глазки. По Варбуртову из Шиннеля.

Органы дыхания у членистоногих устроены различно. У ракообразных они являются в виде различной формы придатков, сидящих на ногочелюстях и ножках (то грудных, то брюшных) и напоминают жабры червей. У насекомых и многоножек по бокам тела имеются отверстия — стигмы, ведущие в выстланные внутри хитиновым слоем эпителиальные трубки — трахеи (рис. 209). Трахеи в простейшем случае представляют начальный ствол и пучок отходящих от него вторичных ветвей (ср. рис. 223). Это так называемые пучковидные трахеи. Но обыкновенно трахеи многократно ветвятся, анастомозируют между собою (рис. 210), образуют расширения (рис. 205), а их мелкие ветвления проникают в ткани органов и даже внутрь клеток (стр. 64). Трахеи разносят по телу воздух, накачиваемый

Дыхательная система членистоногих.

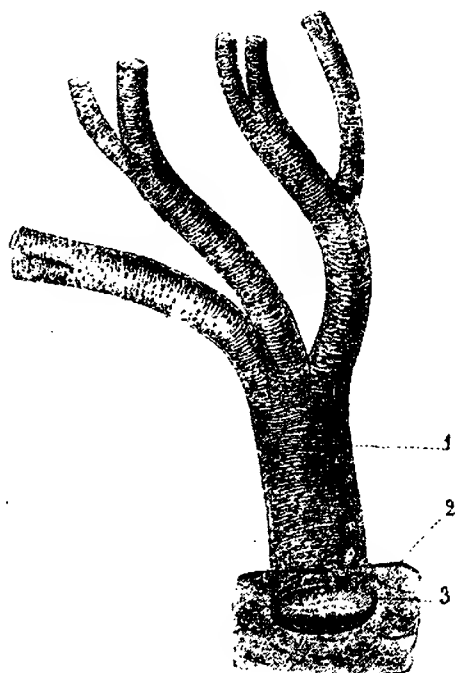


Рис. 209. Стигма и ближайшая к ней часть кожи личинки насекомого. 1 — трахея, в стенке которой видно спиральное утолщение; 2 — участок кожи; 3 — стигма, по краям усаженная волосками. Из Л. и В. Шинкевича.

в них общими сокращениями тела. Трахеи насекомых представляют собой, вероятно, видоизменившие функцию кожные железы (стр. 251), при чем они и развиваются подобно железам путем впячивания эктодермы внутрь.

У паукообразных дело обстоит сложнее. На нижней брюшной стенке скорпиона (рис. 211) мы видим четыре пары особых поперечных щелей, ведущих в довольно обширные полости. В этой полости, на ее передней стенке (рис. 212), сидят лепестки, расположенные горизонтально на подобие листов книги. Воздух входит через щель (1) и проходит через полость (2)

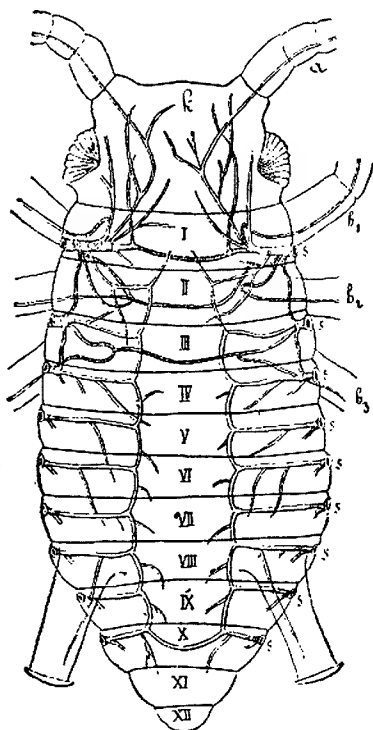


Рис. 210. Трахейная система личинки травяной глы — *Arhis pelargoni*. k — голова; a — усики; I, II и III — членики груди; IV — XII — членики брюшка; b₁, b₂, b₃ — ножки; s — стигмы. По Витлачилию.

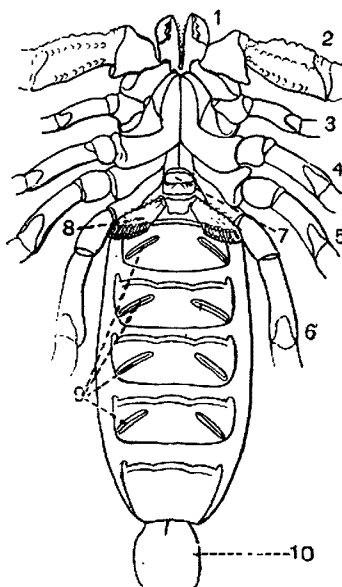


Рис. 211. Скорпион *Buthus afer* с брюшной стороны. 1 и 2 — 1-я и 2-я пара природных придатков; 3 — 6 — ножки; 7 — крышечка, прикрывающая половое отверстие; 8 — гребенчатые придатки брюшка с особыми органами чувств, представляющие, как и крышечка (7), видоизмененные абдоминальные ножки; 9 — четыре пары отверстий легочных мешков; 10 — задняя часть брюшка (postabdomen). Из Лейкарта по Кювье.

в промежутки между лепестками (3), а внутри лепестков циркулирует кровь, притекающая в них из тела животного. У других паукообразных таких органов может быть две пары, как у четырехлегочных пауков (*Tetrarhynchos*) и телифонов (*Pedipalpida*), или даже одна (передняя), как у двулегочных пауков (*Dipneumones*). Большинство рассматривает эти органы, получившие нерациональное название легочных мешков, как углубившуюся внутрь ножку, несущую жаберные пластинки. В пользу этого взгляда говорит и история развития этих органов, являющихся, действительно, результатом видоизменения абдоминальных ножек зародыша (рис. 213 и 214).

В то же время у некоторых паукообразных, как, напр., у клещей и др., имеются только трахеи, или, как у двулегочных пауков, одна пара легочных мешков и парная или чаще непарная трахея позади ее имеются одновременно (рис. 215). То обстоятельство, что у одного клеща (*Notostigmata*) имеется четыре пары трахейных стигм, помещенных, подобно легочным отверстиям скорпиона (рис. 211) и др. на передних члениках брюшка по паре на каждом членике, делает возможным предположение, что по крайней мере часть трахей паукообразных возникла через видоизменение легочных мешков. Подтверждается это предположение и открытием таких пауков, как африканский *Arneumonella* и живущий в пещерах Пиренеев безглазый *Tilema tenella*, у которых и передняя

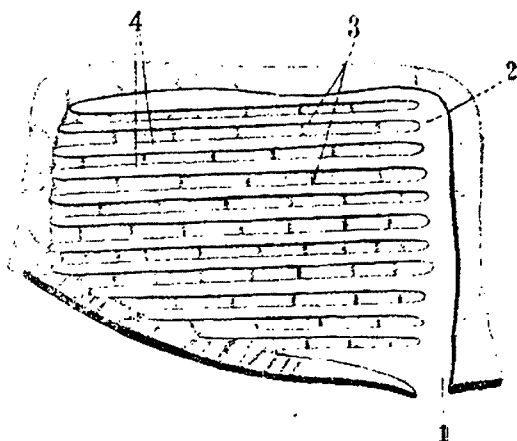


Рис. 212. Легочный мешок паукообразного в продольном разрезе. 1 — щель, ведущая в полость мешка; 2 — его полость; 3 — легочные лепестки, в которых циркулирует кровь; 4 — промежутки между ними, наполняемые воздухом. По Мак-Леоду.

пара легочных мешков замещена богато разветвленными в головогруды трахеями (Fage, 1921). Но так как у паукообразных встречаются и непар-

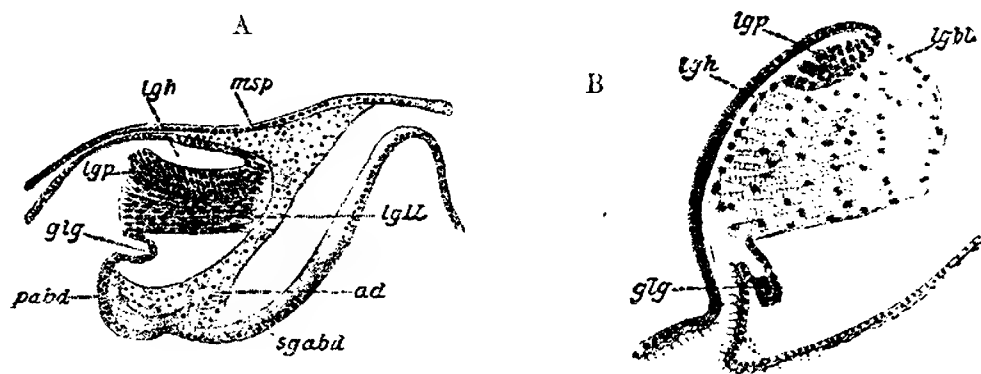


Рис. 213. Развитие легочных мешков у *Thelyphonus* в продольном разрезе. А — зачаток ножки с образующимися на ее задней стороне легочными лепестками; В — зачаток легочного мешка после втягивания; sgabd — стенка сегмента, образующего выступ (pabd), т. е. ножку, несущую зачатки легочных лепестков (lgbl); lgr — место образования новых лепестков; lgh — легочная полость; glg — железа; msp — стенка полости тела; ad — жировая ткань. По Шимкевичу.

ные трахеи (рис. 215), образованные слиянием пары трахей, то ближайшая к отверстию часть непарной трахеи образуется, повидимому, из энтапофиза, т. е. втягивания внутрь хитина в области сочленения, и тоже служит иногда для прикрепления мышц (стр. 236). Кроме того значительная часть трахей паукообразных вообще, повидимому, развилась

исключительно насчет энтапофизов без участия легочных мешков (Rug-cell, 1911). В пользу этого говорит то обстоятельство, что отверстия трахей у паукообразных могут лежать и в головогрудь, тогда как легоч-

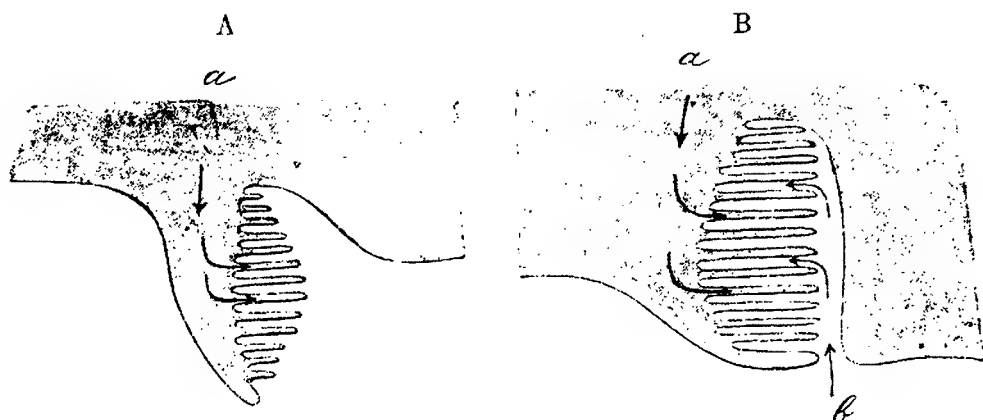


Рис. 214. Схема, изображающая образование легочного мешка паукообразных в продольном разрезе. А — ножка с сидящими на ее задней стороне листочками; стрелки (а) обозначают приток крови; В — легочный мешок; стрелки внутренние (а) обозначают приток крови, а стрелки наружные (б) приток воздуха. По Л. и В. Шимкевич.

ные мешки лежат всегда в абдомене. Во всяком случае трахеи паукообразных, по сравнению с трахеями насекомых, являются органами, возникшими иначе (стр. 243 и 249).

Еще один важный признак, отличающий членистоногих от высших червей, касается полости

Полость тела и метанефридий членистоногих.

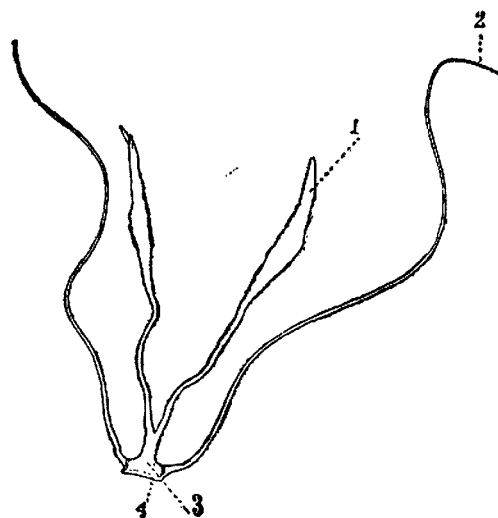


Рис. 215. Трахеи крестовика. 1 — внутренняя ветвь; 2 — наружная ветвь; 3 — общий ствол; 4 — стигма. По Лами.

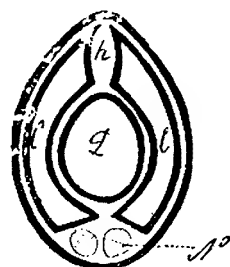


Рис. 216. Схема развития сердца паукообразных в разрезе. D — полость кишечника, окруженная энтодермой; C — целомические полости в мезодерме; h — полость сердца между двумя спинными мезентериями; N — нервные стволы. По Шимкевичу.

тела и метанефридиев. В зародышевом состоянии членистоногие имеют сегментированный целом подобно червям, и у них, напр., у паукообразных, с особой ясностью видно, что стенки сердца и выходящей из него непарной артерии образуются сжатием спинных мезентериев (Шимкевич, 1885) (рис. 216). Но у большинства взрослых форм сохра-

няются лишь некоторые участки этого целома, а стенки прочих частей целома подвергаются частью распадению, частью видоизменению. Таким образом полость тела большинства членистоногих представляет ряд проходов и полостей между органами, служащих для циркуляции крови и морфологически представляющих собой частью первичную полость, частью целом. Остатки целома нередко заполняются особой, так называемой жировой тканью, образующейся разрастанием целотелия. Метанефридии сохраняются в небольшом числе в виде отдельных железистых или иных органов, а вместе с каждой метанефридиальной трубкой может сохраняться и некоторый участок целома, который является конечной частью

такой трубки. Так у ракообразных при основании задней пары усиков (рис. 217) или у основания второй пары нижних челюстей, т. е. при второй или пятой головных конечностях, открываются с каждой стороны по одному извитому каналцу, выделяющему между прочим индигокармин, если его ввести в тело животного. На своем внутреннем конце каналец заканчивается пузыревидной частью, выделяющей аммиачный кармин. Эта пузыревидная часть железы, иногда достигающая громадного развития, представляет собой участок полости тела. Передняя пара этих органов называется антеннальной (усиковой) железой, вторая — раковинной, или лучше максиллярной (нижнечелюстной). Аналогичные железы описаны у личинок некоторых ракообразных при основании первой пары нижних челюстей (Бучинский) и при основании первой пары ного-челюстей (Лебединский), а также, может быть, и некоторые другие железы имеют такое же значение. У некоторых паукообразных подобные же органы открываются при основании предпоследней или последней пары ног и называются коксальными железами. Впрочем, у взрослых их наружное отверстие может исчезать. С другой стороны, половые полости если не всех, то многих членистоногих и их выводящие протоки представляют собой также остатки целома и метанефридиев. Так как у одних членистоногих в половые протоки обращаются метанефридии одного сегмента, а у других — другого, то поэтому мы и видим, что половые отверстия (или одно, если они сольются вместе) могут лежать у различных членистоногих на различных члениках тела: то на заднем конце тела (насекомые и часть многоножек), то на одном из передних члеников брюшка (паукообразные и другая часть

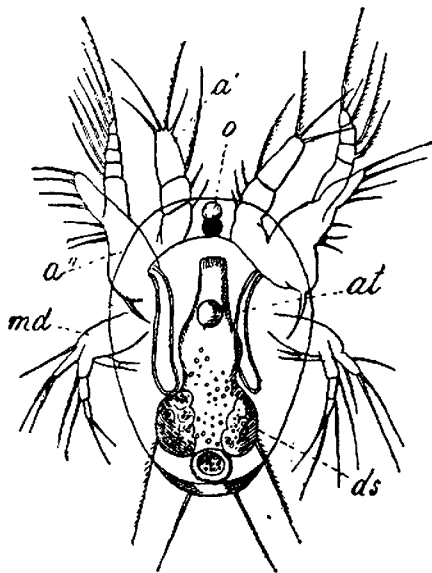


Рис. 217. Личинка пресноводного рачка-циклопа (*Cyclops*). *a'* — первая пара усиков; *a''* — вторая пара усиков; *md* — первая пара челюстей; *o* — глазок; *at* — выделительные антеннальные железы (метанефридии), открывающиеся при основании 2 пары усиков; *ds* — выступы просвечивающего кишечника. По Клаусу из Коршельта и Гейдера.

многоножек), то на последнем или на 3-м от конца членике груди (ракообразные).

Значение половых протоков членистоногих подтверждается не только историей развития, но и аномалиями. Так, описаны случаи, когда у самца речного рака, вместо одной пары половых отверстий при основании пятой пары головогрудных ножек, отверстия были при основании всех пяти пар, а у самки, вместо одной пары при основании третьей пары, — при основании трех задних пар, при чем некоторым отверстиям соответствовали и излишние половые протоки (Hase, 1914).

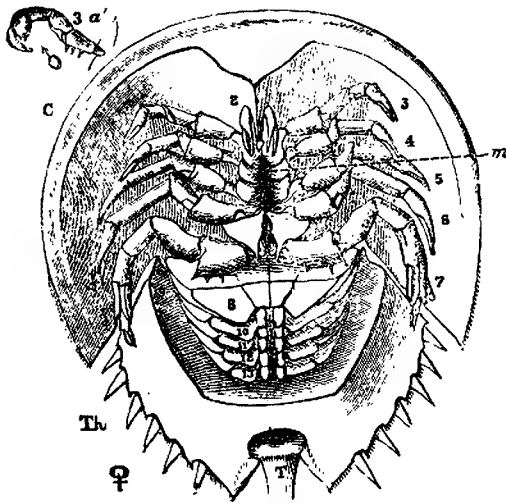


Рис. 218. Мечехвост (*Limulus polyphemus*). Самка с брюшной стороны. С — спинной панцирь; Th — брюшко с подвижным придатком сзади (Т); 2—7 — шесть пар головогрудных конечностей; 8 — пластинка, прикрывающая половые отверстия и представляющая слившуюся первую пару ножек брюшка (ср. скорпиона, рис. 211); 9—11 — пластинчатые, несущие жабры, конечности брюшка в числе пяти пар. Между задними конечностями головогруды две пластинки, которые представляют собой подобие нижней губы. За' (сбоку) — 2-ая пара конечностей самца. Из Шипила.

Превращение
членистоногих.

Итак, метанефридии сохраняются у членистоногих лишь в видоизмененном виде и небольшом числе, а целом лишь в виде отдельных участков. Однако мы знаем случаи, когда целом может сохраняться у низших раков даже в виде ряда метамерных полостей, как это имеет место, напр., у одного паразитического ракообразного *Lernaea* (Педашенко, 1899), и рядом с этим целомом существует первичная полость, не принявшая еще характера настоящей кровеносной системы. Такое одновременное присутствие вторичной и первичной полости тела свойственно, как мы видели, *Dinorphilus* между червями (стр. 213).

Что касается до развития, то мы видели, что многие насекомые проходят личиночную

стадию, в которой абдоминальные членики часто несут ножки (рис. 196), при чем иногда в этой стадии насекомые проводят значительную часть жизни. Тогда развитие сопровождается более или менее сложными видоизменениями внешней формы или, как выражаются, превращением, иначе метаморфозом. Присутствие абдоминальных ножек показывает, что насекомые произошли от форм, подобных многопожкам. У ракообразных тоже есть одна довольно постоянная (для низших раков) личинка — nauplius, снабженная тремя парами конечностей, непарным глазком и кишечником, состоящим из пищевода, средней кишки и задней (рис. 217). Три пары конечностей, служащих для плавания личинки, превращаются в две пары усиков и первую пару челюстей взрослого, а позади появляются новые конечности, а равно образуются, как у трохофоры, сегменты мезодермы, ганглии брюшной цепочки и т. п.

В *Nauplius* вообще есть некоторые черты, указывающие на его сходство с трохофорой (рис. 179), с которой его и сравнивают (Hatschek, 1878). Но при этом сравнении надо помнить, что первая из этих личинок является членистой, а вторая в ее типичной и первоначальной форме — печленистой. Так как мы не можем первоначально определить с точностью, сколько пар конечностей исчезло у ракообразных из числа лежащих впереди рта (стр. 237), то мы и не можем сказать, из скольких сегментов состоит наутилус, но во всяком случае число это более числа наличных конечностей его, т. е. более трех. Таким образом, если искать, на основании этих данных, сравнения между червями, то можно было бы сравнивать его с вторично-полостными, но с небольшим числом члеников червями вроде *Dinophilus*. Сходство между *Dinophilus* и низшими ракообразными выражается в одновременном присутствии у него и у некоторых из ракообразных как вторичной, так и первичной полости тела, при чем последняя не приняла еще характера кровеносной системы (стр. 248). Сходство выражается в присутствии у *Dinophilus* зачатка мезоскелетной пластинки (стр. 286), соответствующей поперечному мускулу, смыкающему у низших ракообразных створки панцыря (Schimkewitsch, 1895 и 1894). Сходство выражается и в видоизменении задней пары нефридиев самца динофила в семенные пузыри (стр. 215), т. е. в приспособлении нефридиев, как у ракообразных, к половой функции. Одним словом, весьма вероятно, что предками ракообразных являются вторично-полостные черви с небольшим числом сегментов, и что наутилус представляет собой повторение такой динофилоподобной стадии. Червей таких можно назвать мезомерными в отличие от червей, имеющих большое число сегментов, или полимерных в строгом смысле слова, и в отличие от червей с очень малым числом сегментов (с 2-мя, 3-мя), или олигомерных. Потом число члеников у ракообразных возросло, но эти членики, по положению конечностей и по способу своего образования и развития, весьма сильно разнятся от члеников наутилуса, что и указывает на их позднейшее происхождение (Шимкевич, 1900). Впрочем, это различие в природе между передними члениками и задними выражено и у многощетниковых червей, так что возможно, что все высшие (полимерные) черви проходили мезомерную стадию (Иванов П., 1912). Весьма вероятно, что мезомерные черви были родоначальниками не только ракообразных, но и таких загадочных форм, как *Tardigrada*, имеющих при небольшом числе сегментов ножки с рудиментарной членистостью, а может быть и *Pantopoda*, представляющих собой уже типичных членистоногих, но у которых конечности получили чрезвычайное развитие и содержат в себе отростки кишечника и гонады.

Происхождение паукообразных ставят в связи с существованием в современной и ископаемой фауне особой группы членистоногих — *Xiphosura*. В современной морской фауне представителем этой группы является мечехвост — *Limulus* (рис. 218) — форма, лишенная, подобно паукообразным, усиков и, подобно им, представляющая два главных отдела тела: головогрудь и брюшко. Брюшко снабжено сзади печленистым, но подвижным придатком. На головогрудь имеются 6 пар конечностей, соответствующих 2-м парам проторовых конечностей и 4-м парам ножек паукообразных, а на брюшке находятся в числе 6 пар пластинчатые конечности, из коих передняя пара прикрывает половые отверстия, а прочие несут на своей задней поверхности жаберные лепестки. Ножки эти, по предположению, развиваемому Клаусом (1876), Рэ-Ленкстером (1881) и др., превратились у скорпиона на первом сегменте брюшка в крышечку, прикрывающую половое отверстие, а на втором — в пару особых гребневидных придатков, несущих органы чувств неизвестного значения, на следующих сегментах — в четыре пары легочных мешков (рис. 211). У науков абдоминальные ножки видоизменились в две пары легочных мешков (стр. 213) и в паутины со щипки (рис. 208). Установить, однако, полную гомологию конечностей мечехвоста и конечностей паукообразных не совсем удастся, и поэтому мы не будем входить в детали сравнения. Известны ископаемые формы — *Gigantostroma*, которые можно рассматривать как исходные для *Xiphosura*. Укажем, что, принимая происхождение паукообразных от *Gigantostroma*, имеющих бесспорно некоторые черты, общие с ракообразными, мы должны неизбежно принять сделанный выше (стр. 245) вывод, что трахеи у паукообразных с одной стороны, а у насекомых и многоножек с другой — возникли совершенно независимо друг от друга, ибо происхождение насекомых и многоножек шло иным путем, так сейчас увидим.

Происхождение ракообразных.

Происхождение паукообразных.

Существует и другое воззрение, по которому паукообразные произошли от многоножек, а именно от той группы (*Diplopoda*), которая имеет половое отверстие на одном из передних члеников, а не на заднем конце. В этом отношении *Diplopoda*, названные так потому, что большинство члеников их тела слились по два, так что выходит, будто каждый членик имеет две пары ног, обнаруживают сходство с паукообразными. у коих половое отверстие лежит на одном из передних члеников брюшка. Другая же группа многоножек (*Chilopoda*), имеющих по одной паре конечностей на всех члениках, имеет половое отверстие, подобно насекомым, на заднем конце тела (рис. 195, А). Эта гипотеза рассматривает легочные мешки как видоизменение пучковидных трахей, свойственных низшим многоножкам и имеющих форму ствола, дающего некоторое число слепых, коротких, пучком расположенных веток. Если допустить, что ветки эти расположились с одной передней стороны ствола, затем сплюснулись в направлении от спины к брюху,

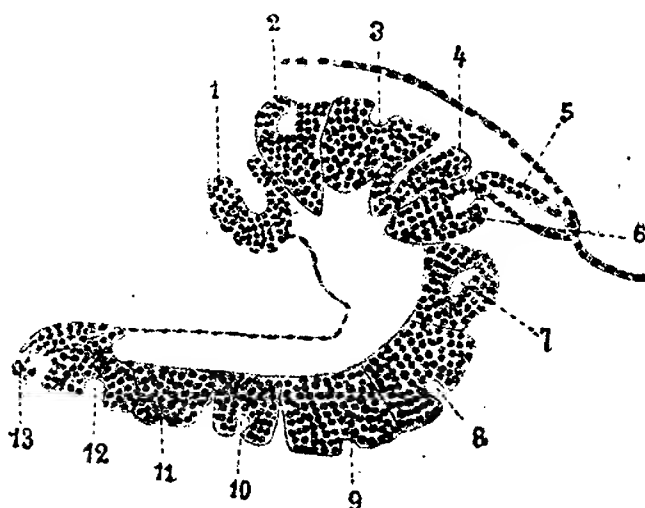


Рис. 219. Боковой продольный разрез через нервную систему зародыша четырехлегочного паука *Ischnocolus*. 1—затылочный ганглий; 2 и 3—два теменных; 4—ганглий наружных глаз; 5—зачаток глаза; 6—ганглий внутренних глаз; 7—ганглий хелицер; 8—ганглий педицеллы; 9—12—ганглии четырех пар ножек; 13—слитые абдоминальные ганглии: 1, 2, 3, 4 и 6 пары образуют собой надглоточную массу, а 7—12—подглоточную. По Шимкевичу.

ракообразных—не вполне выяснено. Эти группы соединяют часто вместе под именем *Апантепата*, или безусиковых. Однако, можно думать, что отсутствие усиков у паукообразных и мечехвостов—явление позднейшее, ибо сначала Яворовский (1892) нашел на головной лопасти зародыша пауков зачатки одной пары придатков, а потом Покровский (1899) нашел зачатки второй пары, и таким образом, может быть, предки паукообразных обладали даже двумя парами усиков.

Правда, данные эти нуждаются в подтверждении; но уже то обстоятельство, что у паукообразных головной ганглий образован пятью парами ганглиев (одна затылочная, две теменных и две, иннервирующих глаза), не считая пары ганглиев, иннервирующих хелицеры (рис. 219) (Шимкевич, 1911), говорит в пользу такого предположения. Мы можем указать из ископаемых предков паукообразных не только *Gigantostaca*, но и еще более древних трилобитов (*Trilobitae*). В пользу этого родства говорит история развития. Так *Limulus* проходит личиночную стадию, настолько напоминающую трилобитов, что она получила название трилобитовой, а потом стадию, настолько напоминающую одного из *Gigantostaca*—*Hemiaspis*, что она получила название *Hemiaspisstadium*. У четырехлегочных пауков конечности головогруди снабжены при основании особыми выступами на вну-

так что превратились в пластинки, коих стенки между собой отчасти срослись, то мы получим из пучковидной трахеи—легочный мешок (рис. 212). Наконец, Яворовский (1894) и еще ранее Зморог высказали предположение, что ракообразные могли произойти от наземных форм. По Яворовскому, не паукообразные произошли от ракообразных, а наоборот, ракообразные представляют паукообразных, приспособившихся к водному образу жизни.

Представляют ли паукообразные и мечехвосты особую ветвь, происшедшую через ископаемых их предков самостоятельно от полимерных червей, или же от низших

тренией стороне (рис. 220). Эти выступы удерживаются только на педипальпах и образуют их основную часть, тогда как на других конечностях исчезают. Так как головогрудные конечности у *Limulus* и *Gigantostroica* окружают рот и при основании снабжены особыми жевательными пластинками, служащими для перетирания пищи, то и временно появляющиеся выступы у зародыша пауков могут рассматриваться, как остатки этих пластинок. У тех же четырехлегочных пауков хелицеры в молодости заканчиваются клешнями (рис. 221), как у скорпионов, мечехвоста и др., тогда как во взрослом состоянии у всех пауков — крючками, несущими отверстие ядоотделительной железы (Шимкевич, 1911).

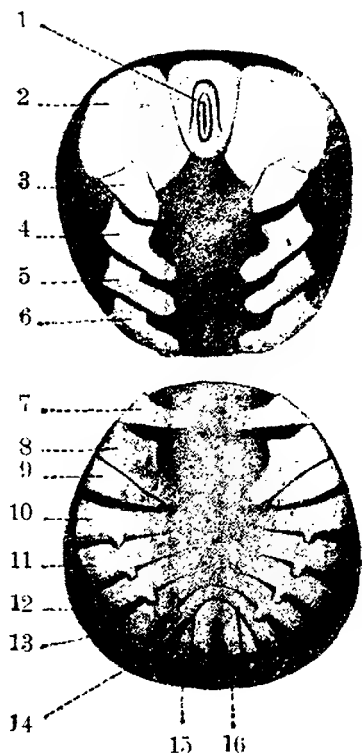


Рис. 220. Яйцо *Ischnocolus*, видимое с двух сторон и содержащее зародыш с зачатками передней кишки (1), головного ганглия (2), хелицер (3), педипальп (4), торакальных ножек (5—8), и абдоминальных сегментов (9—15), из конх четыре несут зачатки ножек, и хвостовой лопасти (16). Зачатки педипальп и торакальных ножек имеют явственно выраженные жевательные пластинки. По Шимкевичу.

Отметим также, что паутинные сосочки у пауков иногда являются, как и головогрудные ножки, членистыми и притом трехчленистыми, каковую стадию проходят и головогрудные ножки, а иногда бывают очень длинными — немного короче головогрудных конечностей.

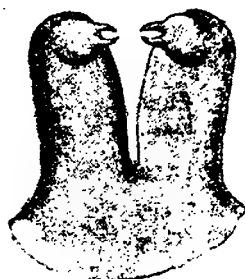


Рис. 221. Хелицеры молодого четырехлегочного паука *Ischnocolus* с провизорными клешнями. По Шимкевичу.

Гораздо яснее происхождение насекомых и многоножек, соединяемых под общим наименованием трахейных (Tracheata). Происхождение трахейных.

В настоящее время достаточно изучена переходная форма между многоножками и кольчатыми червями — наземная форма *Peripatus*, выделяемая в особую группу первичнотрахейных (Protracheata). По виду (рис. 222) *Peripatus* напо-

минает многоножку, ибо имеет большое число ног, но без явственной членистости и с коготками на конце. На голове имеются: одна пара усиков, одна пара приротовых крючков, соответствующих верхним челюстям, и еще пара сосочков, на которых открываются сильно развитые слизоотделительные железы и которые, может быть, соответствуют первой паре нижних челюстей членистоногих. По присутствию настоящих, хотя и не членистых ножек, а также по некоторым особенностям внутренней организации, напр., по присутствию настоящих устьиц в стенках спинного сосуда и др., *Peripatus* приближается к членистоногим. Самое замечательное в организации этой формы, это —

одновременное присутствие трахей и метанефридиев в виде сегментальных органов. У одного вида по всему телу — в беспорядке, а у других с некоторой правильностью, рядами, расположены многочисленные стигмочки, ведущие в небольшие углубления, а от них в виде пучка отходят длинные, но не ветвистые трубки

(рис. 223). Таким образом мы ви-

дим, что трахеи у *Peripatus* из-за неправильно расселенных, подобно кожным железам, органов принимают более правильное и симметричное расположение, напоминающее расположение трахей у типичных трахейных. Одновременно с трахеями существуют открывающиеся под

основанием ножек сегментальные трубки, которые заканчиваются на внут-

реннем конце пузыревидным

вздутием, представляющим собой участок полости тела, обособившийся от прочих участков

(рис. 224). Таким образом, эти органы напоминают нам метанефридии ракообразных, носящие название антеннальной и максиллярной желез и представляющие то же отношение к целому (стр. 247). Относительно судьбы прочей части целома авторы расходятся: Седжвик (1885 — 88) считает полость, окружающую кишечник у *Peripatus* — за целом, а Кеннель (1887) за образовавшуюся слиянием целома и первичной полости. В задних сегментах участки целома, принадлежащие нескольким сегментам, сливаются в про-

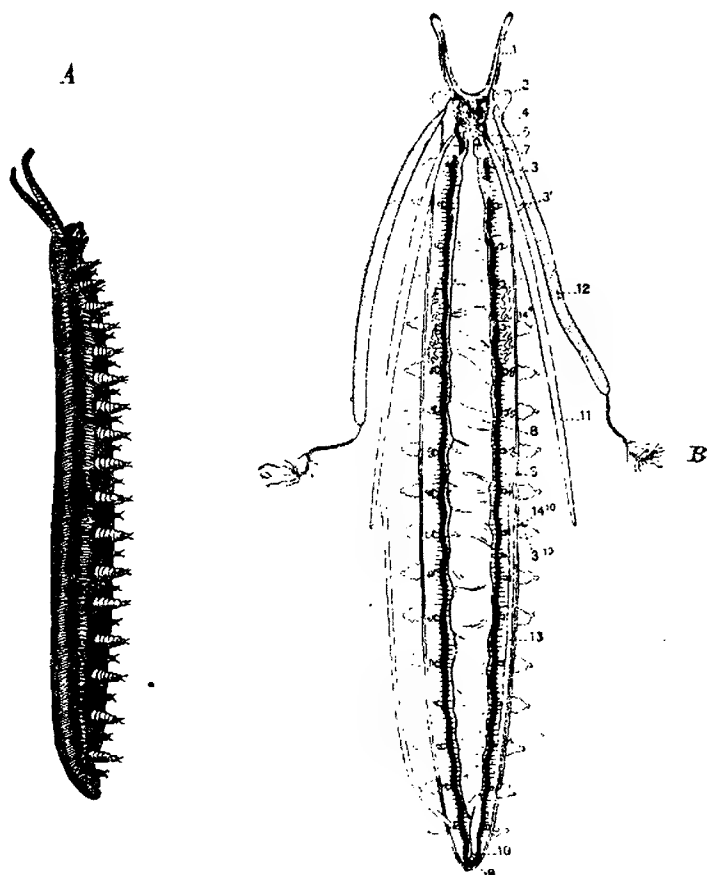


Рис. 222. А — *Peripatus capensis* в натуральную величину. По Мозели. В — *Peripatus capensis* вскрытый. По Бальфуру. 1 — усики; 2 — вторая пара ротовых придатков (приротовые сосочки); 3, 3¹ и 3¹⁰ — 1-ая, 2-ая и 10-ая пары ног; 4 — головной ганглий с глазами; 5 — окологлоточная часть нервных стволов; 6 — брюшные нервные стволы; 7 — глотка; 8 — средняя кишка; 9 — задний проход; 10 — мужское половое отверстие; 11 — слюнные железы; 12 — слизеотделительные железы, открывающиеся на приротовых сосочках; 13 — особые железы 17-го сегмента; 14¹, 14¹⁰ — метанефридии правой стороны.

дольном направлении для образования парных половых полостей, а сегментальные трубки предпоследнего сегмента превращаются в выводящие половые протоки.

Таким образом, генеалогия трахейных членистоногих выступает с большой наглядностью, благодаря присутствию этой переходной формы, и мы с полным правом можем считать, что их ближайшими предками были кольчатые черви с более или менее значительным числом метамер, т.-е., иначе говоря, полимерные. Существенные отличия трахейных от этих последних сводятся: к приобретению членистых конечностей, из коих несколько передних пар стали пригодными; к обособлению различно устроенных участков тела, как голова, грудь и брюшко; к редукции целома и метанефридиев и, наконец, к видоизменению кожных желез в трахеи.

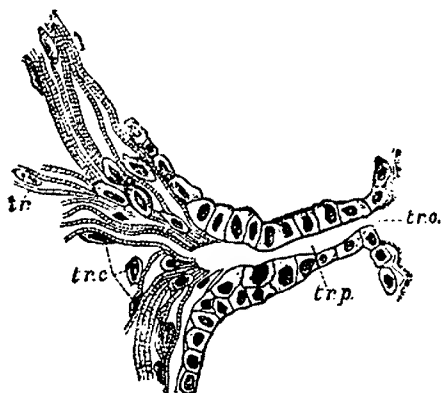


Рис. 223. Пучковидная трахея *Peripatus* в разрезе: tr. o.—ее наружное отверстие (стигма); tr. p.—главный ствол; tr. c.—эпителиальные клетки трахейных ветвей. Из Гармера-Шиплея.

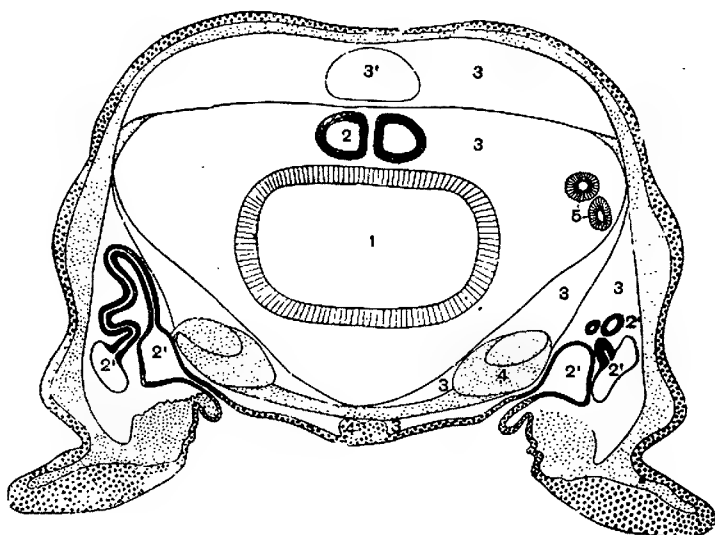


Рис. 224. Поперечный разрез *Peripatus*. 1—кишечный канал; 2—участок целома, образующий полость гонады; 2'—участок целома, остающийся в сообщении с метанефридиями; 3—полость, окружающая кишечник; 3'—полость сердца; 4—первая система; 5—слизотделительные железы. По Седжвику.

Иглокожие (*Echinodermata*), к числу которых относятся морские звезды, офиуры, лилии, ежи и голотурин (рис. 225, 226) и которые получили название вследствие присутствия у них известковых отложений в подкожной мезодерме, представляют нам замечательный пример перехода от двурядной

Иглокожие.

симметрии к радиальной, именно пятилучевой. Личинки (рис. 227 и 234) иглокожих имеют довольно разнообразную форму, но всегда двусимметричны и обыкновенно снабжены ресничными шнурами. Подобно трохофоре, они

имеют кишечный канал из трех отделов: пищевода, средней кишки и задней, но весьма рано у них от первичной кишечной полости отделя-

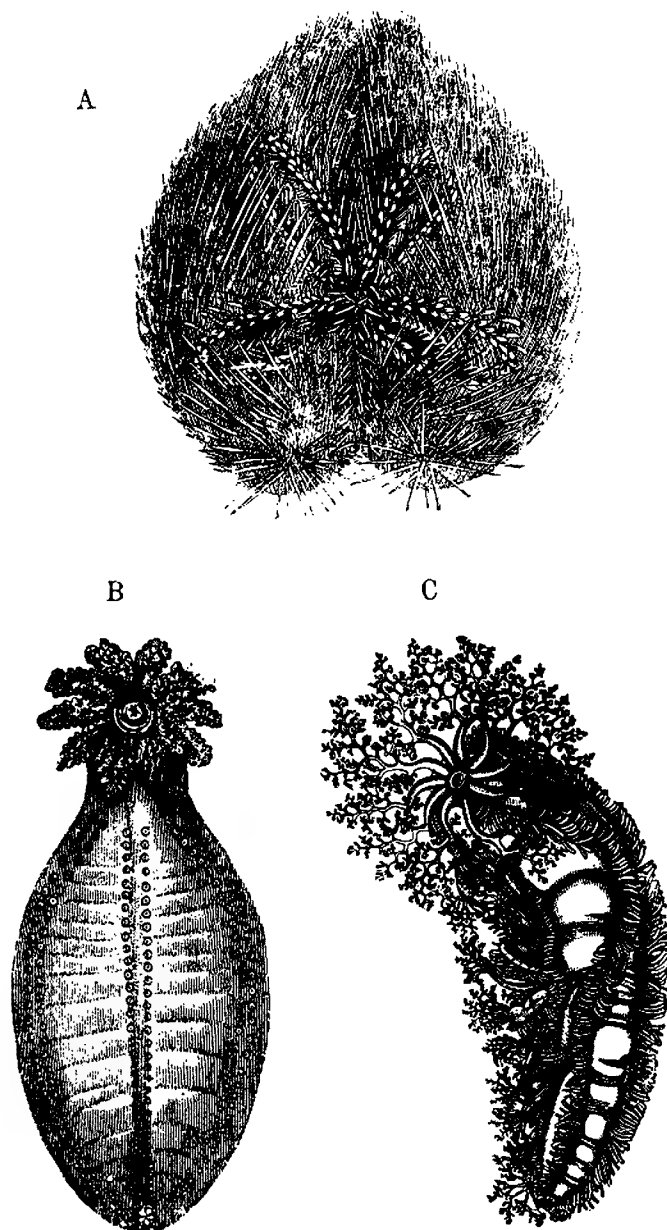


Рис. 225. А—Морской еж *Spatangus purpureus*. В—*Holothuria papillosa*. С—голотурия *Cosumaria crocea*. Из Шмидля.

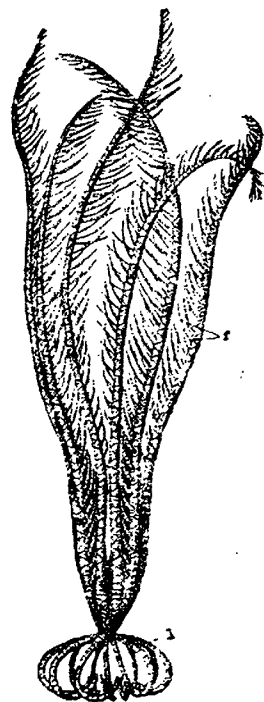


Рис. 226. Морская лилия (*Comatula*), в молодости сидящая на стебельке, а потом ведущая подвижный образ жизни. 1—лучи, или руки; 2—подвижные придатки, служащие для ползания.

ются справа и слева две симметрично расположенные полости—зачатки целома, о судьбе которых будем говорить ниже.

Затем в теле личинки происходит развитие чрезвычайно курьезной и исключительно иглокожим свойственной системы, называемой амбулаторной. От левого целомического пузыря отделяется спереди его неболь-

шой участок, охватывает пищевод и образует кольцо кругом его. Кольцо это еще до замыкания кругом пищевода образует 5 отростков, которые продолжают потом в лучи образующейся из личинки взрослой пятилучевой формы. Подобно тому как целом червей стоит в сообщении с наружной средой посредством метанефридиев,

так и отделившийся участок левого целома иглокожих обыкновенно стоит у взрослого животного в сообщении с наружной средой посредством особого канала, называемого у взрослых форм, вследствие частого присутствия в его стенке известковых отложений,

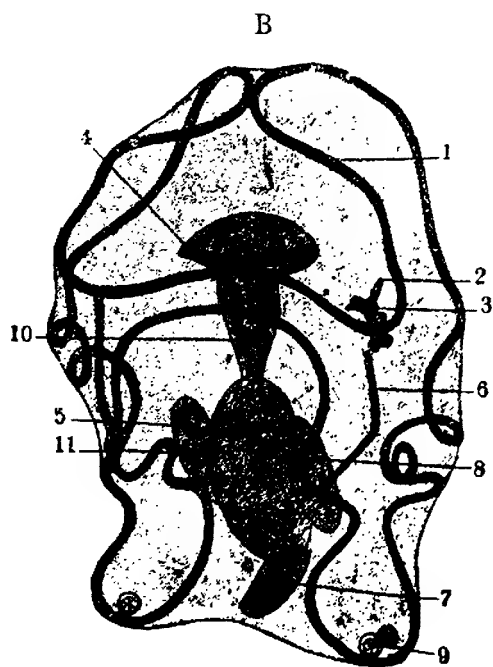
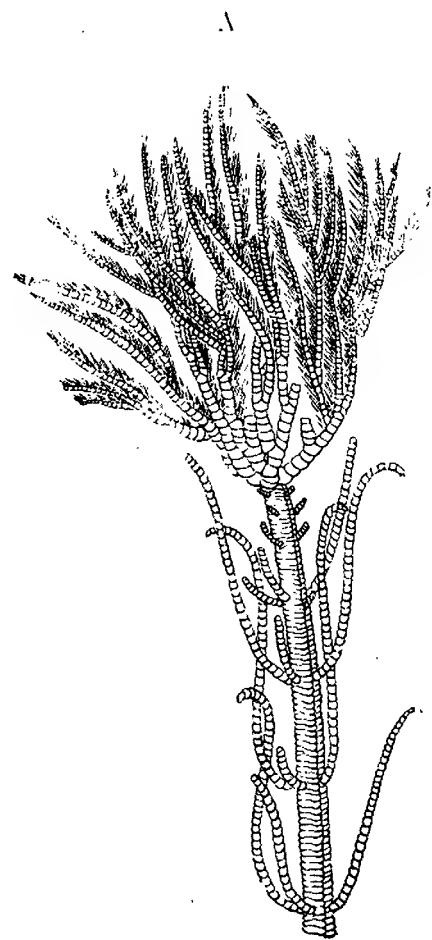


Рис. 227. А — морская лилия *Pentactinus caput medusae*. В — личинка голотурии — *auricularia*. 1 — мерцательные щупы; 2 — отверстие каменистого канала; 3 — зачаток амбулаторной системы; 4 — мерцательный щуп, окружающий ротовое отверстие; 5 — средняя кишка; 6 — нервные полоски; 7 — задняя кишка; 8 — левый зачаток полости тела в виде отделяющегося от кишечной полости выстула; 9 — известковые тельца; 10 — пищевод; 11 — правый зачаток полости тела. По Семону из Ланга.

каменным и открывающегося наружу продырявленной пластинкой, называемой решетчатой, или madreporовой (рис. 228). Таким образом кольцо амбулаторной системы, представляющее собой как бы передний сегмент целома левой стороны, может наполняться водой извне и пропускать ее в отходящие от кольца каналы. У взрослой формы, напр., у морской звезды, каждому лучу соответствует такой канал амбулаторной системы (рис. 232), и канал этот даст отростки, заходящие в особые сидящие на оральной

стороне ножки, которые служат для движения и называются амбулакральными. Из канала вода, подчиняясь давлению, вызываемому сокращением

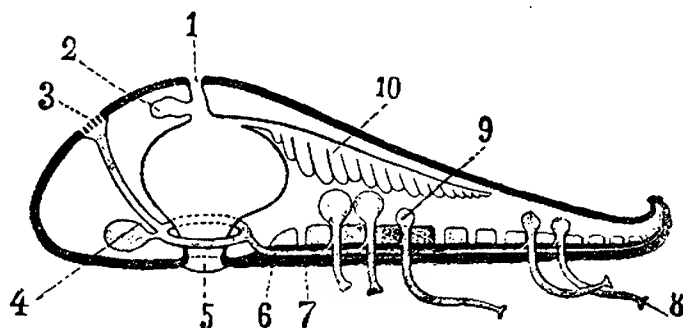


Рис. 228. Рисунок, изображающий морскую звезду в разрезе. 1 — задний проход; 2 — слепой отросток задней кишки; 3 — решетчатая пластинка; 4 — полнев пузырь, открывающийся в кольцевой канал; 5 — рот; 6 — радиальный канал амбулакральной системы; 7 — радиальный первый ствол; 8 — амбулакральные ножки; 9 — ампулы; 10 — отросток кишечника, лежащий в луче. Из Пфуртшеллера.

пузыревидных придатков, или ампул (рис. 233), может входить в ножки и раздувать их. Таким образом, амбулакральная система служит для накачивания и напряжения амбулакральных ножек, но некоторые части ее, как

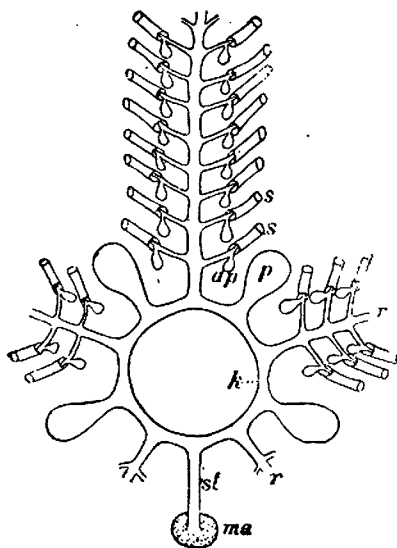


Рис. 229. Рисунок, изображающий расположение амбулакральных каналов у морской звезды. *ma* — решетчатая пластинка; *st* — каменный канал; *k* — кольцевой канал; *r* — полисы пузыри, в него открывающиеся; *г* — радиальные каналы, отходящие от кольцевого; *ар* — ампулы. Каналы изображены перерезанными. Из Кюпенталя.

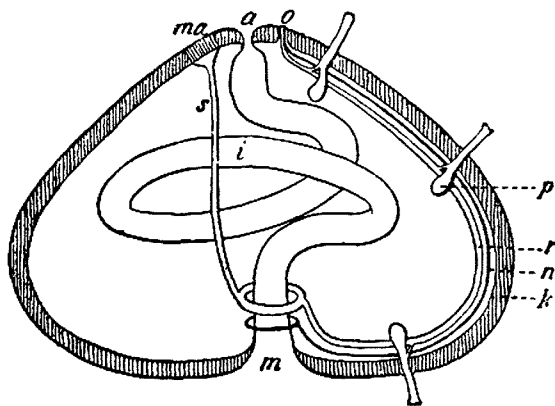


Рис. 230. Рисунок, показывающий ход кишечного канала и расположение амбулакральных каналов у морского ежа. *m* — рот; *a* — задний проход; *i* — кишечник; *ma* — решетчатая пластинка; *s* — каменный канал; *г* — один из радиальных каналов; *p* — ампула (изображены только три амбулакральные ножки); *n* — радиальный нервный ствол, отходящий от окологлоточного нервного кольца; *k* — стенка тела. Из Кюпенталя.

например, т. наз. полневы пузыри, впадающие в кольцевой канал, в то же время играют роль органов выделения и, если ввести в тело животного аммиачный кармин, то окрашиваются в красный цвет (Ковалевский,

1889) ¹⁾. Кровяные клетки иглокожих, обладающие фагоцитарной способностью, отличаются удивительной подвижностью и находятся не только в сосудах кровеносной системы, но и в жидкости полости тела и в амбулакральной системе и странствуют по всем органам.

Подобно тому, как эта система представляет пятилучевое расположение, то же расположение получают с возрастом и прочие органы. Нервная система, иногда остающаяся в течение всей жизни животного в тесной связи с эктодермой, на-счет которой она развивается у всех Metazoa, тоже имеет форму околоротового кольца с отходящими 5 ра-

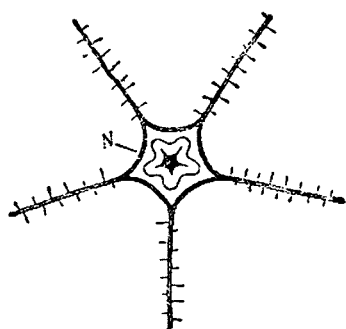


Рис. 231. Нервная система морской звезды. N — околоротовое кольцо, от которого берут начало радиальные нервы, идущие в лучи. Из Кюкенталля.

диальными стволами (рис. 231), почему иглокожих можно бы назвать Суслопеуга, т. е. кругонервными (Schimkewitsch, 1890).

Органы чувств тоже представляют, если они развиты, пятерное расположение: так, у некоторых голотурий около нервного кольца 5 пар отолитов; у морских звезд на концах лучей имеются сложные, составленные из многочисленных простых глазков, глаза. Кишечник может давать 5 пар отростков (рис. 233). Кровеносная система тоже иногда является в виде кольцевого сосуда, лежащего на оральной стороне кругом пищевода и дающего также обыкновенно лучевые сосуды. Полость тела также может давать отростки в лучи. Гонады тоже являются по большей части в пятерном или десятерном числе. Пятилучевая симметрия отражается, конечно,

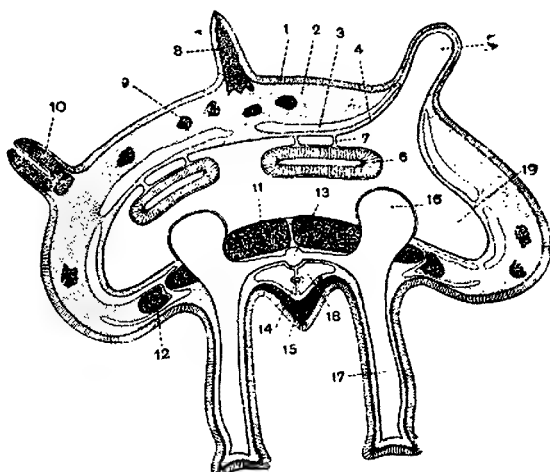


Рис. 232. Схематическое изображение разреза луча морской звезды. 1 — эктодерма; 2 — мезодерма с известковыми отложениями (8 и 9); 3 — полости в мезодерме; 4 — выстилка полости тела (19), пли целотелий; 5 — выступы, имеющие значение для дыхания; 6 — парные отростки кишечника; 7 — поддерживающие их мезентерии; 10 — педицеллярии, своеобразные кожные органы иглокожих; 11 и 12 — известковые отложения; 13 — лучевой канал амбулакральной системы, сообщающийся с пузыревидными придатками, пли ампулами (16), из которых жидкость идет в амбулакральные сосуды пожек (17); 14 — кровеносный сосуд; 15 — лучевой нерв, остающийся в тесной связи с эктодермой; 18 — участки полости тела по бокам кровеносного сосуда (перигемальные). Из Шинлея.

¹⁾ Точно также кармин выделяется у некоторых иглокожих эпителием полости тела, а индигокармин клетками эпителия отростков кишечника (Ciénat, 1901).

и на внешней форме: тело может быть вытянуто в 5 или 10 лучей, как у морских звезд, амбулакральные ножки могут располагаться 5 или 10 рядами и т. п. Вследствие этого расположения органов, у иглокожих собственно нельзя отличать брюшную и спинную стороны, а оральную, где лежит рот, и аборальную, где лежит обыкновенно задний проход, хотя его может иногда и не быть. Морские звезды, офиуры и ежи обыкновенно оральной стороной при движении обращены вниз (рис. 228); морские лилии — обращены оральной стороной вверх, а аборальной прикреплены к стебельку, на

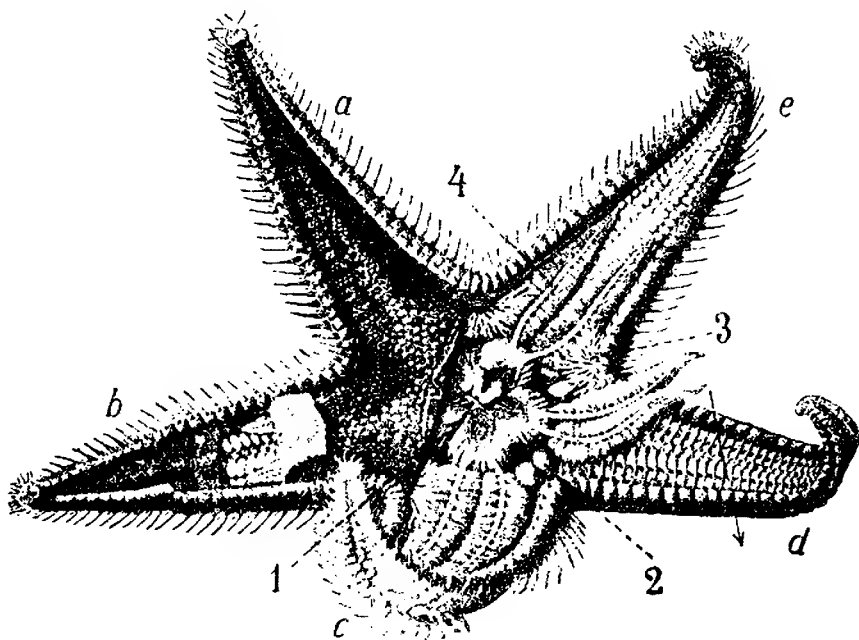


Рис. 233. Морская звезда (*Astropecten*) со спинной стороны. Один луч (обозначенный буквой а) оставлен не вскрытым; другой луч (b) немного вскрыт, так что видны концы отростков кишечника и два ряда ампулл; прочие лучи (с, d, e) вскрыты, так что видны оба отростка кишечника и другие органы; конец одного луча (e) загнут вверх, так что видны амбулакральные ножки. В другом луче (d) удалены ампуллы, которые оставлены в третьем (e). 1 — желудок; 2 — полпевы пузыри, открывающиеся в кольцевой канал; 3 — гонады; 4 — отростки кишечника, лежащие в лучах. Из Пфуртшеллера.

коем сидят (рис. 227). Голотурии являются червеобразными формами, и их оральная сторона в то же время передняя, а иногда можно у них отличить брюшную и спинную стороны (по иному расположению или даже отсутствию амбулакральных ножек на спинной стороне). Амбулакральные ножки у морских звезд, офиур и лилий расположены только на оральной стороне, а у ежей и голотурий — расположены обыкновенно рядами от рта до заднего прохода. Семон (1888) полагает, что голотурии формы наиболее первичные, и давно их сближали с нечленистыми вторично-полостными червями, но многие наоборот, принимают, что голотурии являются формами позднейшими, а первичными считают некоторых ископаемых, родственных морским лилиям, иглокожих.

На основании вышеизложенного мы уже можем заключить, что иглокожие произошли от форм двусимметричных и при том вторично-полостных. Семон (Semon, 1888) назвал такую гипотетическую форму *Dipleurula*. Но нам надо выяснить вопрос, представляется ли эта форма не членистой или членистой. Изучение детального развития амбулакальной системы, которым мы обязаны Бери (Bury, 1895) и Мэк-Брайду (Mac Bride, 1896, 1898, 1900), показало, что эту форму надо считать трехчленистой. Уже давно (1869) Мечников видел, что у офиур отделяется зачаток амбулакальной системы, или гидроцель, не только от левого, но и от правого целома, но развивается из них один левый, а потом были найдены и такие (вероятно, аномальные) личинки звезд, у которых были два зачатка каменистого канала, каждый со своим наружным отверстием (Brooks, 1891; Field, 1891)¹⁾. Детальное же изучение показало, что целомические зачатки у иглокожих чаще всего разбиваются каждый на три сегмента: передний, средний и задний (рис. 234). Задний дает целом взрослого, средний представляет собой гидроцель, который узким каналом сообщается иногда на обеих сторонах, иногда только на левой—с перед-

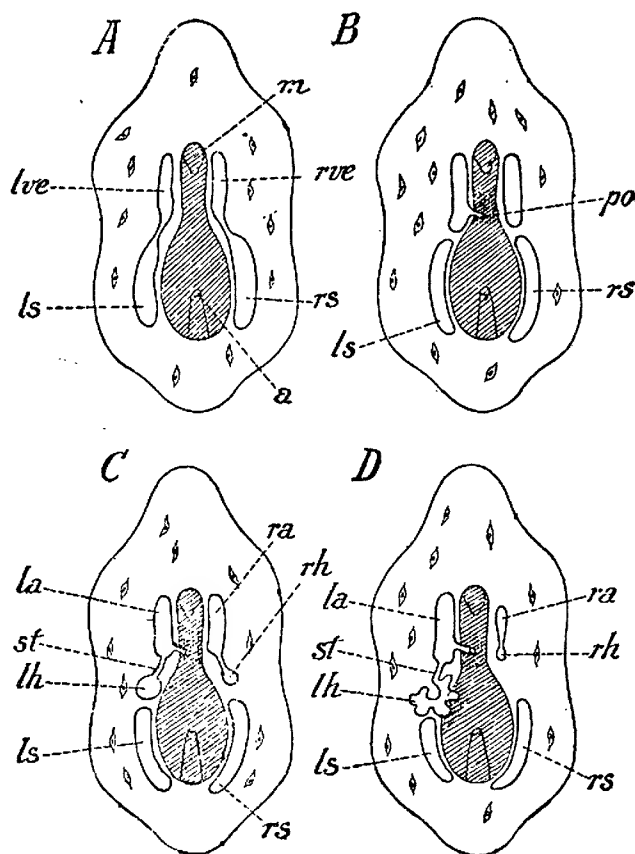


Рис. 234. Схема развития целома у личинки иглокожих. m — рот; а — задний проход; po — спинная пора, дающая потом отверстие каменистого канала (st). В А и В зародышевые правый и левый целомические мешки отделяют от себя каждый передний участок (lve и rve), из коих левый спинной порой (po) сообщается с наружной средой; в С и D — эти передние участки подразделяются снова каждый на два (la и lh; ra и rh), из коих задний левый (гидроцель — lh) дает начало амбулакальной системе, а сообщение между ним и соответствующим ему передним участком дает каменистый канал (st). Из Гейдера.

¹⁾ Мэк-Брайд, а потом Ошима (Oshima, 1921) получали личинок морских ежей с парным зачатком гидроцели или с одним правым зачатком при развитии в морской воде с повышенным содержанием солей, а последний исследователь и в нормальной морской воде, но при недостаточном питании. Ошима считает появление правого гидроцеля не за атавизм, а за аномальное перенесение зачатка (т. наз. гомеозис; см. главу VII).

ним участком целома. Но из двух пузырей гидроцеля развивается только левый и, обрстая впоследствии пищевод, образует в конце концов амбулакральный кольцевой сосуд с радиально расходящимися от него отростками — зачатками радиальных сосудов. Левый из передних целомических пузырей, называемых предротовыми, рано вступает в сообщение с наружной средой при помощи канала, называемого поровым, так как он открывается наружу спинной порой. Из канала, соединяющего левый гидроцель с левым предротовым пузырьком и из порового канала формируется каменистый канал взрослого, при чем иногда остается на его протяжении, около самой решетчатой пластинки, небольшое расширение — последний остаток левого предротового пузыря. Правый гидроцель и правый предротовой пузырь чаще всего атрофируются или реже остаются в виде зачаточных, не имеющих

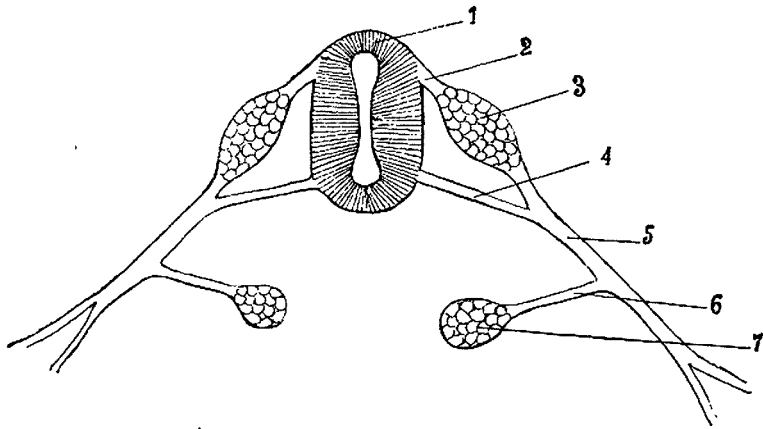


Рис. 235. Спинной мозг с отходящими от него периферическими нервами в поперечном разрезе. 1 — спинной мозг; 2 — чувствительный корешок; 3 — его ганглий; 4 — двигательный корешок; 5 — смешанный нерв, образуемый через соединение обоих корешков; 6 — ветвь, соединяющая нерв с симпатическим ганглием; 7 — симпатический ганглий. Из Л. и В. Шимкевич.

физиологического значения органов. Впрочем, в развитии этих частей у различных иглокожих наблюдается значительное разнообразие, которое, однако, не нарушает основного вывода, что личинки иглокожих по существу являются трехчленистыми, иначе говоря, что предков иглокожих надо искать среди олигомерных червей, с которыми иглокожие сходны по энтеропельному способу развития целома, по принадлежности к вторично-ротовым, или *Deuterostomia* и к первично-осным, или *Protaxonia*. Но к этому вопросу мы еще вернемся ниже.

Хордовые.

Тип хордовых (*Chordata*)¹⁾ соединяет в себе бесчерепных (*Acrania*), хордовых, оболочников (*Tunicata*) и, наконец, позвоночных (*Vertebrata* или *Craniata*), в свою очередь, заключающих в себе всех высших животных, начиная от рыб и кончая млекопитающими, в частности человеком. Можно считать три признака характерными для этого типа. Первый признак — присут-

¹⁾ Более детальный очерк *Acrania* и *Vertebrata* — читатель найдет в моем Курсе сравнительной анатомии позвоночных. Спб. 1923.

ствие нервной системы в виде трубки, лежащей на спине и возникающей в виде желобковидного углубления эктодермы (рис. 235 и 236), почему я и предложил их назвать *Notonca*, т.е. спиннонервным. Второй признак — присутствие под нервной трубкой особого плотного шнура, отделяющегося у зародыша от энтодермической части кишечника и являющегося опорным органом для всего тела. Этот орган называется спинной струной, или хордой (*chorda dorsalis*, а в просторечии вязига). Третий признак — присутствие в передней части кишечного канала щелей, сообщающих его полость с наружной средой и называемых жаберными, так как, при прохождении воды из кишечника наружу через эти щели, окисляется циркулирующая около них кровь. Однако, было-бы неверно, если-бы мы предположили, что каждое животное из хордовых обладает всегда этими тремя признаками. Наоборот, у взрослых форм часто удерживается только один из этих признаков, но зато прочие имеются, по большей части, в зародышевом состоянии.

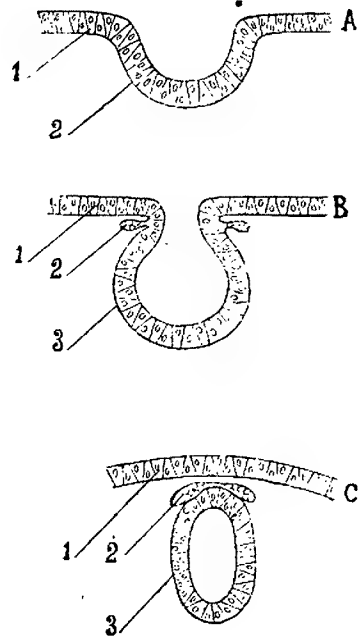
Затем, все хордовые принадлежат к вторично-полостным и притом метамерным животным, но иногда, однако, даже и в истории развития эта особенность является замаскированной и невыраженной (напр., у большинства оболочников).

При характеристике этого типа мы изменим несколько принятый нами порядок описания и будем рассматривать его не по системам органов, а по группам, причем на первом месте поставим рыбообразные, морские организмы *Ascania*, или бесчерепных, куда относится ланцетник — *Amphioxus* (s. *Branchiostoma*) *lanceolatus*, некоторыми (Andrews, 1895) разделяемый на

несколько видов, а также *Assymetron* и *Heteropleuron*, сходные с *Amphioxus* организмы, но отличающиеся несимметричным развитием половых органов, а именно только с правой стороны, и др. (см. Kirkaldi, 1895).

Верхний слой кожных покровов ланцетника представлен однослойным эпителием, в отличие от многослойного эпителия, покрывающего тело позвоночных.

Под нервной системой от переднего конца до заднего тянется хорда, одетая кругом соединительнотканым футляром, от которого отходят отростки, разделяющие продольную мускулатуру на сегменты, и другие. Ни хрящевого, ни костного скелета нет. Характерно, что продольные мышцы ланцетника представляют, подобно таковым высших червей, чле-



Бесчерепные.

Рис. 236. Схема, изображающая развитие первой системы позвоночного в поперечном разрезе. А — стадия желобка; В — начало замыкания краев желобка; С — стадия трубки. 1 — эктодерма зародыша; 2 — зачатки ганглиев чувствительных корешков; 3 — стенка зачатка нервной трубки. Из Л. и В. Шимкевич.

нистоногих, а также и позвоночных, 4 продольные ленты: пару спинную и пару брюшную. Ленты эти поделены прослойками соединительной ткани

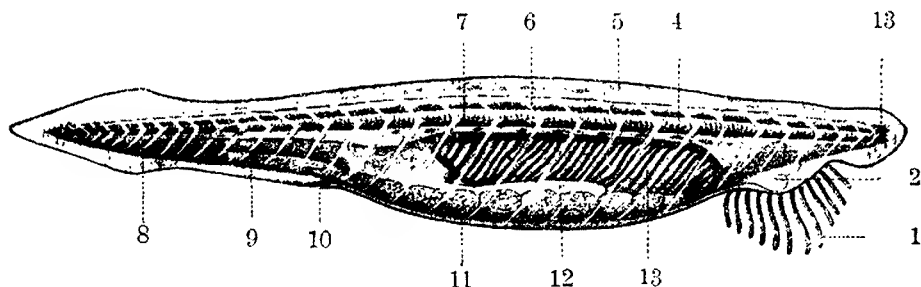


Рис. 237. Молодой ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*). 1 — усики, окружающие рот; 2 — складка, отделяющая ротовую полость от жаберной; 3 — непарное пигментное пятно; 4 — нефридии; 5 — спинной плавник; 6 — спинной мозг; 7 — хорда; 8 — заднепроходное отверстие; 9 — прослойки соединительной ткани между мышечными сегментами; 10 — жаберная пора; 11 — гонады; 12 — печеночный отросток; 13 — жаберные щели. По Шимкевичу.

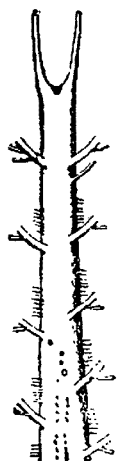


Рис. 238. Передняя часть центральной нервной системы ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*), видимая сверху. Между первой парой нервов — непарное пигментное пятно; пигментные клетки просвечивают далее на протяжении нервной трубки. Со спинной стороны — чувствительные нервы, с брюшной — двигательные, отходящие многими пучками. По Шнейдеру.

на короткие участки, соответствующие метамерам эмбрионального целома (рис. 237), особенность, свойственная среди позвоночных только низшим классам.

Нервная система имеет форму трубки, лежащей на спинной стороне зародыша и отсылающей от себя нервы как двигательные, так и чувствующие (рис. 238). Спереди она не имеет никакого расширения, которое соответствовало-бы головному мозгу, хотя канал, пронизывающий трубку, образует впереди ее два следующие друг за другом расширения, соответствующие желудочкам мозга позвоночных.

Органы чувств представлены: одной мерцательной ямкой, лежащей с левой стороны на переднем конце тела и считаемой за обонятельную (ямка Келликера); другой непарной мерцательной ямкой, открывающейся в ротовую полость (ямка Гатчека); непарным скоплением пигмента на переднем конце нервной трубки, представляющем подобие глаза, а также особыми, окруженными в виде бокала пигментом, клетками, залегающими в толще нервной системы и считаемыми за глазки (Hesse, 1898). В коже, особенно в усиках, окружающих рот, находятся многочисленные чувствующие клетки, что представляет весьма обычное явление у предыдущих типов, но почти не встречается у позвоночных. По сравнению с последними надо отметить у бесчерепных отсутствие парных глаз и парных органов слуха. Под хордой в полости тела лежит кишечный канал, которого передняя часть прободена, открывающимися у зародыша непосредственно наружу, многочисленными жаберными щелями (рис. 237, 239). У взрослого

ланцетника эти щели открываются не наружу, а в особую перибранхальную полость (рис. 243), которая, в свою очередь, открывается наружу в задней половине тела отверстием (рис. 237). На основании истории развития ланцетника можно думать, что эта полость возникла у его предков вследствие того, что покровы зародыша образовали над жаберными щелями с каждой стороны по складке, которая спустилась вниз и срастлась на брюхе по срединной линии со складкой другой стороны за исключением того места,

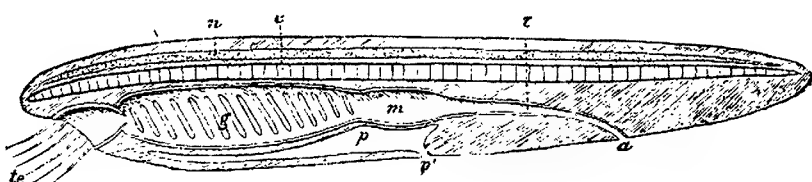


Рис. 239. Схематический продольный разрез ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*). te — усики, окружающие рот; g — жаберная часть кишечника; m и v — прочие части кишечника; а — задний проход; п — нервная трубка; с — хорда; р — перибранхальная полость; р' — ее отверстие наружу. Из Боаса.

где осталось выходное отверстие. Таким образом и получилось указанное отношение жаберных щелей у взрослого ланцетника.

Кишечник тянется прямо и на своем протяжении дает справа слепой полый отросток, который может быть сравнен с печенью позвоночных, которая тоже возникает у зародыша в виде полого выступа. Задний проход лежит несколько ассиметрично — слева; что касается до кровеносной системы,

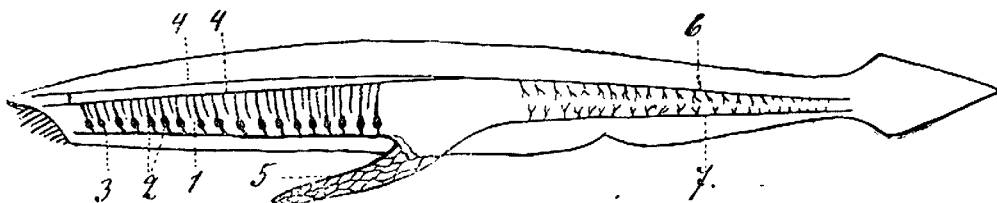


Рис. 240. Схема кровеносной системы ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*) в профиль. 1 — сосуды, несущие кровь между жаберными щелями; 2 — пульсирующие расширения их; 3 — брюшной сосуд, несущий кровь к жабрам; 4 — спинные сосуды, несущие кровь из жабр; 5 — сосуд, несущий кровь к слепому отростку кишечника, или печени; 6 — аорта, образующаяся через соединение сосудов, обозначенных цифрой 4; 3 — брюшной сосуд. Из Делажа; изменено.

в сущности она представляет лишь видоизменение описанной нами выше схемы для червей (стр. 208). Сердца нет и пульсируют отдельные части сосудов (рис. 240). Непарный брюшной сосуд несет кровь вперед, к жабрам, а из жабр окисленная кровь собирается сначала в два, а потом в один спинной сосуд, или аорту, и разносится по всему телу, а потом по венам собирается опять в брюшной сосуд. Таким образом ход кровообращения является обратным тому, что мы видели у червей, хотя в общем расположение сосудов то же самое. Отличие заключается в том, что кольцевые анастомозы, соединяющие у червей брюшной и спинной сосуды,

сохранились лишь в области жаберного аппарата, а передняя часть спинного сосуда раздвоилась (ср. рис. 240 и 171).

С другой стороны эта схема кровообращения весьма сходна с таковой рыб, за исключением присутствия у последних сердца. Кровообращение бесчерепных, подобно таковому позвоночных, является замкнутым, тогда как у оболочников оно незамкнутое.

Интересным видоизменением подвергается у бесчерепных полость тела. У зародыша мы имеем настоящий сегментированный целом. Каждый участок целома потом делится на две части: верхнюю — миоцель и нижнюю — спланхноцель (рис. 242). Нижние части целомических сегментов сливаются в продольном направлении, и образовавшаяся таким образом полость есть

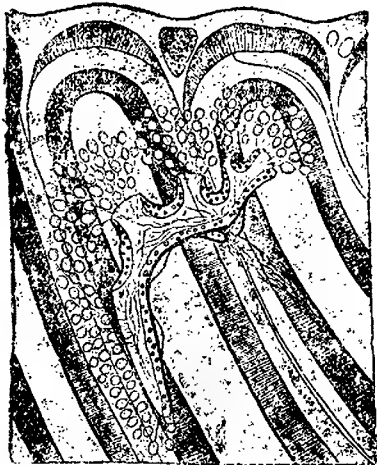


Рис. 241. Нефридиальная трубка ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*) вместе с частью стенки жаберного отдела кишечника, в котором видны жаберные щели и залегающие между ними скелетные образования. Темные крупинки в толще стенки нефридиальной трубки представляют собой отложения кармина. По Бовери.

полость тела взрослого, а верхние теряют свою полость, разрастаются под эктодермой вверх, а главным образом вниз и идут на образование соединительно-

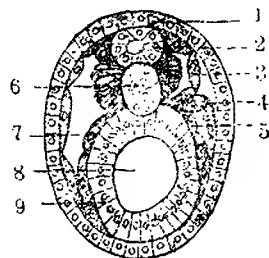


Рис. 242. Поперечный разрез зародыша ланцетника. 1—эктодерма; 2—нервная трубка; 3—верхний участок полости тела (миоцель); 4 и 5—два листка нижнего участка полости тела (спланхноцель); 6—хорда; 7—еще не разделившаяся (слева) полость тела; 8—полость кишечника; 9—его стенка (энтодерма). По Гатчеку.

тканной обкладки хорды, а равно и прочей соединительной ткани, а также всей мускулатуры, почему она и поделена прослойками соединительной ткани на короткие участки, соответствующие метамерам эмбрионального целома (рис. 237). В связи с целомом стоят нефридии, которые, однако, открываются не наружу, а в перибранхиальную полость, но так как полость эта образована спустившейся книзу складкой покровов, то в сущности эта последняя только прикрывает отверстия метанефридиев, некогда бывших наружными. Нефридии находятся только в жаберной области и представляют собой трубки, открывающиеся в верхнюю часть перибранхиальной полости. Это слабо разветвленные трубки, коих короткие ветви заканчиваются пучком соленокитов (Goodrich, 1902, 1903) (рис. 241). До сих пор нельзя считать выясненным, открываются ли эти ветви еще и воронкой каждая, в целом, как это описал Бовери (Boveri, 1902 и 1904), так что мы не знаем, представляют ли нефридии бесчерепных метамерные

протонефридии, или же нефромиксии (см. стр. 214). Судя по их развитию (Legros, 1909), скорее последнее. Нефридии эти выделяют аммиачный кармин. Выделительную функцию выполняет также и слепой придаток кишечника, соответствующий печени позвоночных: его клетки выделяют как кармин, так и индиго-кармин (Шнейдер, 1899).

В связи с полостью тела, а именно от нижних концов верхних участков этой полости, или миоцеля, обособляются половые полости, тоже расположенные метамерно на протяжении перибранхиальной полости у ее наружной стенки (рис. 237 и 243), причем половые продукты через разрыв стенки тела падают в перибранхиальную полость, а оттуда через ее выводное отверстие наружу. Но так как стенка последней есть часть наружного кожного покрова, то выходение половых продуктов у ланцетника может быть сравнено с выходением их непосредственно наружу через разрыв стенки тела. Развитие ланцетника, изученное впервые Ковалевским (1865), обнаруживает принадлежность бесчерепных, как и всех хордовых, к Deuterostomia и Enteroocoelia (см. главу VI).

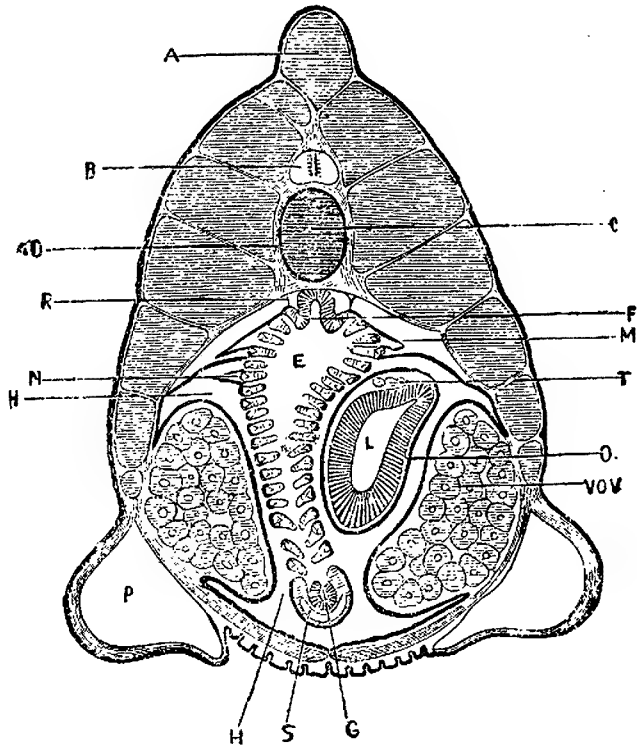


Рис. 243. Поперечный разрез ланцетника в задней части жаберной области. А — опорная ткань спинного плавника; В — нервная трубка; С — спинная струна; D — оболочка; Е — жаберная полость; F — наджаберный желобок; G — поджаберный желобок, или эндостиль; Н — перибранхиальная полость; L — печеночный выступ кишечника; M, N, O, P — отделы полости тела; VOV — яичник; R — аорта; S — пульсирующее расширение жаберного сосуда; T — печеночные сосуды. По Миллис-Маршалю.

Если позвоночные представляют во многих отношениях, как мы увидим, как бы дальнейшее развитие той первоначально простой схемы, которая представлена бесчерепными, то оболочники являются формами упрощенными и подвергшимися регрессивному метаморфозу, как это явствует из их развития, впервые изученного Ковалевским (1865). Эта особенность стоит у некоторых из них в связи с сидячим образом жизни.

В самом деле, трудно увидеть сходство, с одной стороны, между асцидией (рис. 244, А), представляющей сидячий, малоподвижный мешок с двумя сближенными отверстиями: входным и выходным, или боченкообразными.

Оболочники.

свободноплавающими сальпами и *Doliolum* (рис. 245), у которых входное и выходное отверстия лежат на противоположных концах боченка, и с другой стороны — ланцетником или позвоночным, а между тем сходство это есть, и, чтобы обнаружить его, надо обратиться к личиночным стадиям тех оболочников, которые развиваются с превращением. Головастики асцидий представляет собой переднюю утолщенную часть и хвостовую более узкую

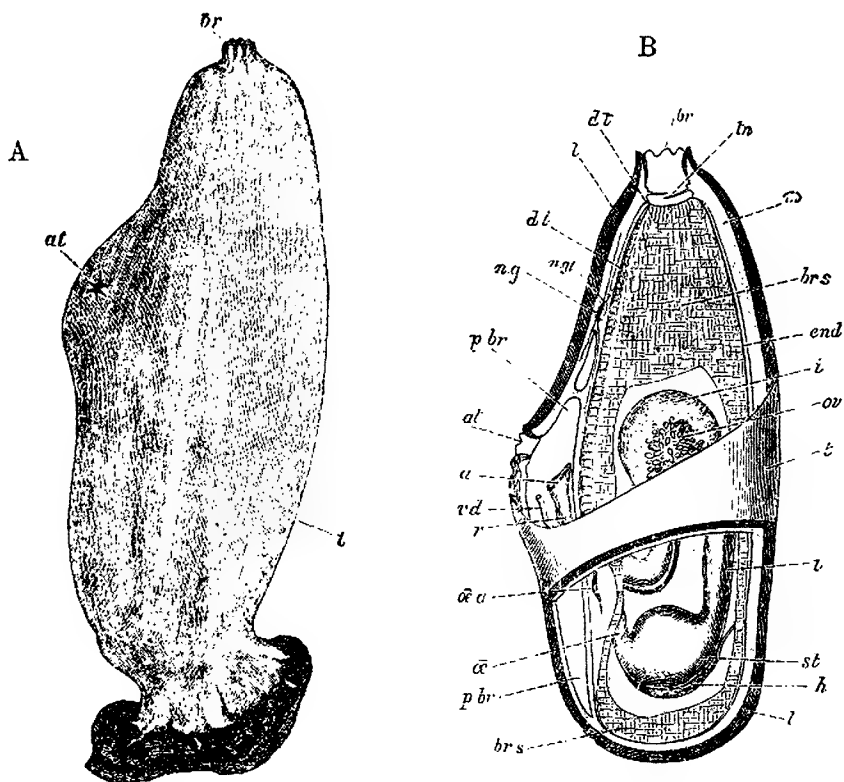


Рис. 244. А — *Ascidia mentula*: br — входное (ротовое) отверстие; at — выходное отверстие перибранхиальной полости; t — туника. По Гердману.

В — схема расположения органов *Ascidia mentula*. Большая часть стенки тела удалена; at — отверстие перибранхиальной полости; br — рот; a — отверстие задней кишки в перибранхиальную полость; brs — пронизанная многочисленными жаберными щелями передняя часть кишки; bl и dt — части спинной стороны жаберной полости; end — эндостиль; h — сердце; i — кишка; m — стенка тела; ng — ганглий; oe — передняя часть кишечника; oe. a — отверстие, сообщающее жаберную часть кишечника со следующей (coe); ov — яичник; pbr — перибранхиальная полость; r — задняя кишка; st — туника; tn — придатки, окружающие ротовое отверстие; vd — семяпровод; ngl — особая железа, лежащая под ганглием. По Гердману.

(рис. 246, А). На спине личинки лежит нервная трубка, соответствующая спинному мозгу позвоночных и образующая в передней части расширение, соответствующее головному мозгу. У более взрослой личинки (В) внутри этого пузыря лежит непарный отоцист и непарный глазоподобный орган, который занял непарное положение только вторично, а на самом деле является глазом правой стороны (Frogiér, 1906). Под нервной трубкой лежит ряд клеток, представляющих собой хорду, но хорда эта развита только в хвостовой части. Еще ниже хорды лежит кишечная полость, откры-

вающаяся впереди мозгового пузыря наружу ротовым отверстием, а в хвосте кишечник продолжается уже не в виде трубки, а лишь в виде двух рядов клеток (С).

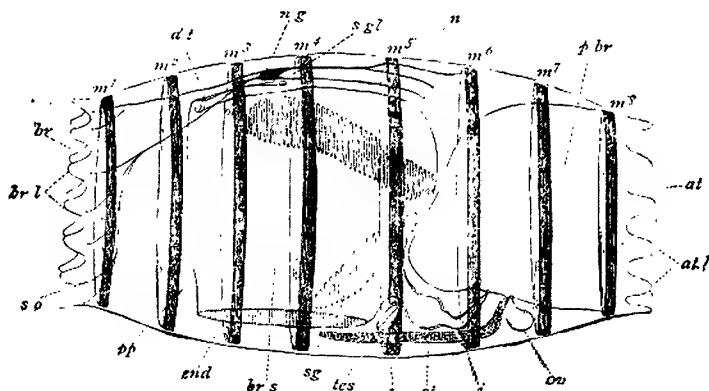


Рис. 245. *Doliolum denticulatum*, свободно плавающий оболочник; $m^1 - m^8$ — мышечные кольцевые ленты; ng — жаберные отверстия в перегородке, разделяющей жаберную полость ($br\ s$) от перибранхиальной ($br\ l$); at — выходное ее отверстие, окруженное лопастями ($at\ l$); br — входное отверстие (ротовое), окруженное лопастями ($br\ l$) и особыми органами чувств (so); n — нервы; pr — мерцательный желобок; end — эндостиль; tes — семенник; d — сердце; st — столон, или отросток, отделяющий почки; i — клешенник; ov — личинка. По Геррману.

На боках зародыша залегают скопления мезодермических клеток, которые даже у зародыша не представляют метамерного расположения и не содержат полости тела, хотя вероятно, полости половые и полость,

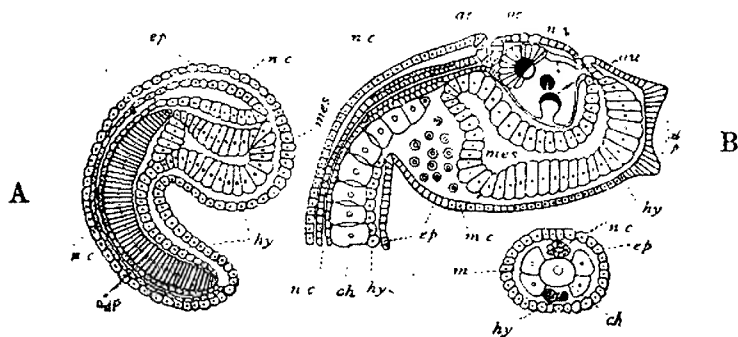


Рис. 246. Две стадии развития асцидии: А — более ранняя стадия; В — более поздняя (хвост отрезан); С — поперечный разрез через хвост; adP — сосочки для прикрепления зародыша; at — эктодермическое вдавление, дающее потом начало перибранхиальной полости; au — отоцист; ch — хорда; ep — эктодерма; hy — энтодерма; nc — нервная трубка; os — глазок; m — мезодермические клетки — зачатки мускулов хвоста; mes — средняя кишка; mc — мезодермические клетки в теле; nv — мозговой пузырь. По Коляевскому.

окружающая сердце, или перикардальная, у взрослой формы представляют собой остатки вторичной полости тела.

Если проследить превращение такого головастика во взрослую асцидию, то окажется, что личинка (рис. 246, В) прикрепляется к подводному предмету передним концом. Хвост ее, подобно хвосту головастика лягушки,

атрофируется, при чем фагоциты в том и другом случае принимают энергичное участие в уничтожении атрофирующихся тканей. Описанные органы

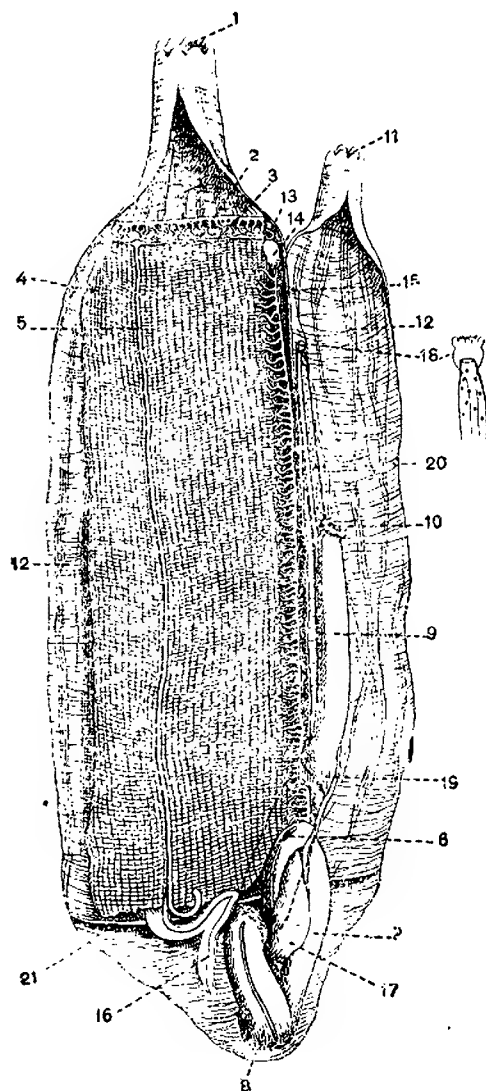


Рис. 247. Вскрытая асцидия *Ciona intestinalis*. 1—ротовое, или входное отверстие; 2—щупальцевидные придатки; 3—мерцательный желобок; 4—часть кишечника, прободенная многочисленными жаберными щелями; 6—отверстие из жаберной части кишечника в следующую (пищеводную); 7—желудок; 8—кишка; 9—задняя кишка; 10—ее отверстие в перибранхиальную полость; 11—выходное отверстие последней; 12—мускулы подкожные; 13—бугорок в жаберной полости; 14—ганглий; 15—перерезанная стенка жаберной части; 16—сердце; 17—яичник; 18—отверстие семяпровода в перибранхиальную полость; 19—перерезанная кишка; 20—яйцевод; 21—пергородка, отделяющая заднюю часть тела. Из Шиллея.

чувств, у асцидий по крайней мере, исчезают, а нервная трубка и мозговой пузырь низводятся на степень небольшого компактного ганглия, лежащего позади рта и дающего начало нервам. Одновременно с этим совершается чрезвычайно важное для понимания архитектуры оболочников развитие перибранхиальных полостей, возникающих обыкновенно с каждой стороны в виде углубления эктодермы. Постепенно эти два углубления разрастаются кругом кишечника, а их отверстия наружные, представляющие след. впячивания эктодермы, сливаются в одно, лежащее позади ганглия на спинной стороне животного. Таким образом, кишечник в своей передней части будет окружен (рис. 244, В) у взрослой формы перибранхиальными полостями, открывающимися общим отверстием позади ганглия. Появляются многочисленные жаберные щели, пронизывающие собой стенку расширенной передней части кишечника и проводящие воду из полости кишечника в перибранхиальную. Таким образом асцидия принимает форму мешка, у которого отставшая в росте и потому укороченная спинная сторона лежит между двумя отверстиями: входным, или ротовым, и выходным, или клоакальным. Вода через рот идет по жаберным щелям в перибранхиальную полость, а в окружающих щели кровеносных сосудов совершается окисление крови (рис. 247). Пища же благодаря особому приспособлению (стр. 284) поступает в дальнейшую часть кишечника, где переваривается, а отбросы

через кишку поступают тоже в перибранхиальную полость, куда открываются также протоки гонад. Мы не будем входить в детали организации оболочников, но укажем, что некоторые формы, как, напр., *Appendicularia* (рис. 248), сохраняют в течение всей жизни большое сходство с головастиком асцидий и многими рассматриваются, как происшедшие от этих личинок путем неотения (стр. 194). Оболочники получили название потому, что их покровы выделяют особую оболочку (tunica), состоящую из вещества, похожего на растительную клетчатку, или тунница, но у *Appendicularia* и др. ей родственных форм вместо этого находим студенистый нежный чехол. Эти животные остаются подвижными и органом движения является хвост с сохраняющейся в течение всей жизни хордой и поделенной на сегменты мускулатурой, но вместо нервной трубки находим нервный шнур с несколькими ганглиями, отходящий от плотной ганглиозной массы, лежащей в передней части тела. Передняя часть кишечника при помощи только двух жаберных отверстий непосредственно сообщается с наружной средой, а задний проход непосредственно открывается наружу. Таким образом оболочники из числа трех, указанных выше характерных для хордовых признаков, во взрослом состоянии имеют лишь жаберные щели, в эмбриональном состоянии имеют нервную трубку и хорду, да и то последнюю не все, а метамерный целом не появляется даже в течение эмбрионального развития.

Обращаясь к позвоночным, мы укажем отличия в главных системах органов. Во внешней форме главным отличием является присутствие двух пар конечностей: передней и задней. По современной теории, эти конечности представляют собой остатки боковых складок, подобных непарной срединной складке, огибающей спину, хвост и отчасти брюшную сторону животного. Эта складка, существующая и у ланцетника, у рыб разбивается на отдельные участки: спинной, хвостовой и заднепроходный, называемые непарными плавниками, а боковые складки у предков позвоночных разделились каждая на передний и задний участки, давшие начало передней и задней паре боковых, или парных плавников (рис. 249). Этим и объясняется разительное и заметное даже при поверхностном взгляде сходство в строе-

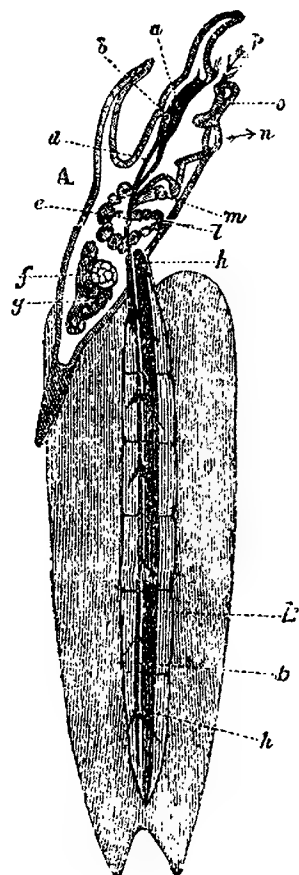


Рис. 248. Схема строения *Appendicularia furcata*; а — отоцист; b — обонятельная ямка; в — связь с обоими головной ганглией; b — нервная цепочка; с — желудок; f — яичник; d — семенник; h — спинная струна; k — пятый мышечный сегмент хвоста; i — анальное отверстие; m — сердце; n — жаберная щель; o — эндостиль; p — рот. По Ра-Ленкстеру.

Позвоночные.

нии парных и непарных плавников. Косвенным образом в пользу этой гипотезы говорит наблюдаемое иногда аномальное раздвоение вдоль по срединной линии не только заднепроходного, но также и спинного и хвостового плавников. Конечности высших наземных позвоночных, снабженные в большинстве случаев пятью пальцами и построенные по системе сложного рычага, есть видоизменение и осложнение этих боковых рыбьих плавников, построенных в виде простого рычага и содержащих такие же многочисленные хрящевые или костные лучи, как и непарные плавники. Те позвоночные, которые не имеют конечностей, или имеют только одну пару, как некоторые рыбы, безногие амфибии и ящерицы, змеи и др., несомненно, утеряли их. Впрочем относительно низших рыб, а именно круглоротых (*Cyclostomi*), как миноги и др., мы не знаем, утеряли-ли они конечности, или никогда их не имели.

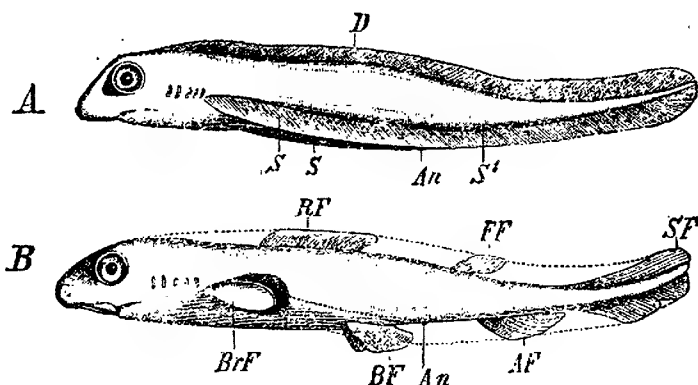


Рис. 249. Схема развития парных и непарных плавников позвоночных. А — гипотетическая исходная форма. Непарная складка D при S' продолжается непрерывно в боковые — S. В — схема расположения плавников у рыбы. Первоначальная непрерывная складка разделилась на два спинных плавника — RF и FF, хвостовой — SF, заднепроходный — AF, лежащий позади заднего прохода (An). Боковые складки дали: передние плавники — BrF и задние — BF. Из Видерсгейма.

Верхний слой нажных покровов позвоночных представлен многослойным эпителием, а не однослойным, как у ланцетника. В соединительнотканном слое, окружающем нервную трубку, отлагаются сначала отдельные хрящики, а потом и кости, уже у многих рыб сливающиеся в целые позвонки, которые с одной стороны облекают и защищают нервную трубку, а с другой — составляют позвоночный столб, представляющий гибкую опору всего тела и вытесняющий отчасти или совсем спинную струну, заходящую у позвоночных спереди не далее основания черепа (рис. 255). Передняя часть нервной трубки, расширенная у позвоночных, облекается капсулой или из хряща, или у более высоко стоящих форм из многих костей. Капсула эта носит название черепа, а позвоночные называются иначе черепными (*Craniata*).

Подобные же хрящевые и костные отложения образуются в конечностях, и все это вместе составляет хрящевой или костный скелет, служащий опорой мягким частям и местом прикрепления мускулатуры. Так как скелет позвоночных образуется насчет мезодермы, то он представляет

собой мезоскелет (см. стр. 236) в отличие от эктодермического скелета некоторых других типов. Мускулатура рыб и зачатки мускулатуры у выше-
стоящих позвоночных в зародышевом состоянии представляет такие-же

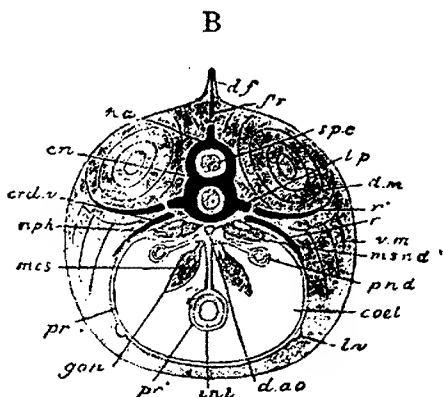
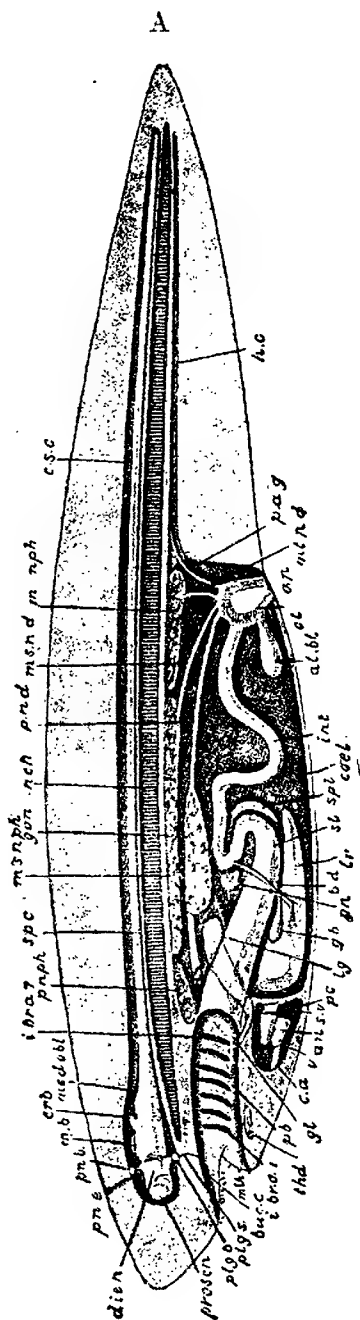


Рис. 250. Схематическое изображение позвоночного животного А — в продольном разрезе; В — в поперечном разрезе; al bi — мочевой пузырь; an — задний проход; au — предсердие; bq — проток для поступления желчи в кишку из печени (lg) и желчного пузыря (gb); buc. c — ротовая полость (эктодермическая передняя кишка); c. a — пульсирующее основание главной артерии; coel — полость тела; crd. v — вены (кардинальные); cn — тело позвонка; crb — малый мозг; csc — позвоночный канал; d. so — спинная аорта; dien — промежуточный мозг; df — спинной плавник; dm — продольные спинные мышцы; fr — хрящевые или костные лучи, поддерживающие плавник; gb — желчный пузырь; gl — гортани; gon. o — внутренние отверстия жаберных щелей в кишечник; int — кишечник; lg — легкое или плавательный пузырь; lr — печень; lv — вены (боковые); m — мышцы; m. b — средний мозг; med. obl — продолговатый; mes — мезентерий, на ком подвешен кишечник; ms. nd — Вольфов или почечный проток; ms. gnosphr — почки низших позвоночных (мезонефрос); mth — рот; mt. nd — мочеточник высших; mt. nrh — почки высших (метанефрос); na — дуга позвонка, заключающая внутри спинной мозг; rag — часть кишки, продолжающаяся у зародыша в задний проход и атрофирующаяся у взрослого; pc — перикардий; ph — глотка; pn — поджелудочная железа; pn. b — энцефал; pnd — мюллеров проток, превращающийся в яйцевод у самок; pn. e — темной глаз; p nrh — первичная почка (пронефрос); pr и pr¹ — эпителий целома (peritoneum); prosen — передний мозг; ptg. b — гипофиз; ptg. s — канал, остающийся иногда в нижней стенке черепа и указывающий на образова-

ние гипофиза; г и г₁ — ребра (верхняя и нижняя пары); sk — череп; sp. c — спинной мозг; sp₁ — селезенка; st — желудок; s. v — венозное расширение, принимающее венозную кровь и отсылающее ее в сердце; thd — щитовидная железа (эндостиль); tr — почечный отросток позвонка; v — желудочек сердца; v. ao — начало аорты на брюшной стороне; vm — брюшные продольные мышцы. По Паркеру.

четыре сегментированные ленты, как у бесчерепных, но, так как часть мышц превращается в мышцы, заведующие движением конечностей, это первоначальное расположение нарушается и у высших форм почти неузнаваемо. Нервная трубка образует спереди сложную систему расширений,

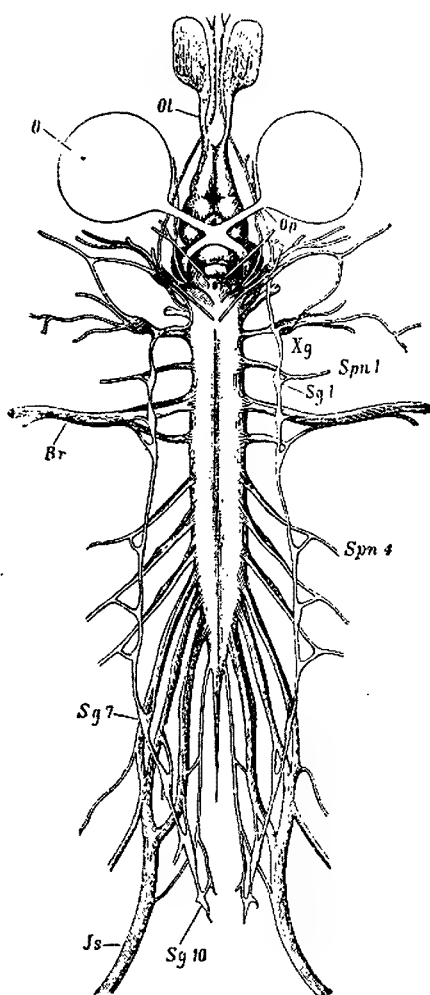


Рис. 251. Нервная система лягушки, видная с брюшной стороны. *Ol* — обонятельные нервы; *O* — глаза; — *Op* — зрительные нервы, образующие перекрест; *Xg* — 10-я пара головных нервов; *Sgn 1*, *Sgn 4* — 1-я и 4-я пары спинно-мозговых нервов; *Sd 1*, *Sd 7*, *Sb 10—1*, 7 и 10-я — пары ганглиев симпатической системы; *Br* — нерв передней конечности; *Js* — нерв задней конечности. По Эккеру из Видерсгейма.

называемую головным мозгом и противопоставляемую прочей части нервной трубки — спинному мозгу (рис. 251). В головном мозгу отличаем, идя спереди назад: передний, промежуточный, средний, малый и продолговатый мозг. От спинного и головного мозга отходят периферические нервы, которые в области спинного мозга начинаются каждый двумя корешками: спинным снабженным ганглиозным утолщением и содержащим, главным образом, волокна чувствующие, т.-е. приносящие раздражения к центру, и брюшным, без ганглия и содержащим исключительно волокна двигательные, т.-е. несущие импульсы от центра к мышцам. Оба корешка у всех позвоночных (кроме миног) сливаются и образуют один смешанный нерв, который потом уже дробится на ветви различного характера (рис. 235). Дифференцировка нервов на двигательные и чувствующие ветви выражена уже и у бесчерепных, но там (как и у миног) спинные чувствующие и брюшные двигательные ветви идут независимо друг от друга и не имеют ганглиев (рис. 238). По бокам позвоночника с каждой стороны залегает ряд ганглиев, соединенных между собой и со спинно-мозговой системой перемычками (рис. 251); эти ганглии, обособляющиеся у зародыша от спинномозговых и дающие ветви ко внутренним органам, образуют со своими перемычками симпатическую систему.

Органы чувств являются, в отличие от оболочников, парными. Но низшие рыбы, а именно миноги и им родственные формы имеют непарную обонятельную ямку, образовавшуюся, однако, слиянием пары ямок (Lubosch, 1904), тогда как все прочие имеют пару обонятельных ямок, у высших форм,

открывающихся другим концом в ротовую полость и служащих уже для проведения воздуха.

Органы слуха в числе одной пары построены по типу отоцистов, но имеют весьма сложную форму. Отметим, что у акул и скатов слуховые пузыри сохраняют сообщение с наружной средой в течение всей жизни, а у прочих они вполне замкнуты. У всех позвоночных, кроме рыб, слуховой аппарат осложняется присоединением к нему частей иного морфологического значения, но у рыб он является в первоначальной простоте, и до сих пор не выяснено, служит ли он у рыб, действительно, для слуха, или только как орган равновесия и ориентировки в пространстве (см. стр. 183).

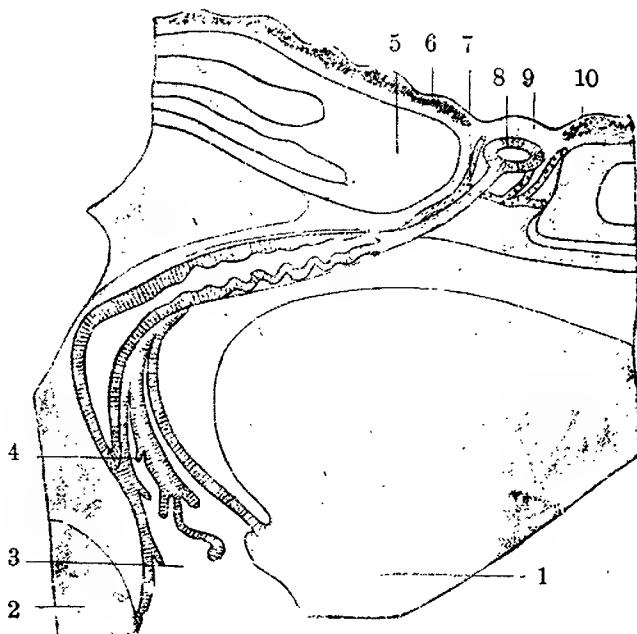


Рис. 252. Теменной глаз и окружающие его органы у хамелеона (*Chamaeleo*) в продольном разрезе. 1 и 2 — части головного мозга; 3 — полный выступ промежуточного мозга; 4 — верхний мозговой придаток; 5 — кости черепа; 6 — кожа с пигментом; 7 — нерв, идущий к теменному глазу; 8 — теменной глаз в виде пузырька; 9 — участок кожи без пигмента и потому прозрачный. По Спенсеру из Гертвига.

Пара глаз тоже достигает чрезвычайной сложности, но в то же время на темени некоторых позвоночных имеется непарный, спрятанный под кожей, глаз, образующийся как отросток особого придатка верхней части мозга, или эпифиза. У ныне живущих позвоночных этот глаз является непарным, но в истории развития некоторых форм появляется пара зачатков теменных глаз. Таким образом, теменной глаз есть остаток одного из второй пары глаз, свойственных, может быть, предкам позвоночных. У многих наблюдается около теменного глаза еще другой непарный глаз, тоже представляющий, может быть, остаток другого глаза той же пары или даже остаток еще третьей пары глаз. Точно так же изучение глаз оболочников, а именно сальп, приводит к заключению, что их предки обладали несколькими парами глаз (Редикорцев, 1905). Комплексы чувствующих клеток

образуют органы обоняния (в носовой полости), вкуса (у рыб иногда вне ротовой полости, а обыкновенно во рту) и органы так-наз. боковой линии, или кожного (иначе шестого) чувства, лежащие на боках тела водных форм, как рыбы и низшие амфибии, и предоставляющиеся загадочными по своему отправлению.

Кишечный канал (рис. 250) представляет короткую переднюю эктодермическую часть — ротовую полость, несущую обыкновенно зубы, в свою

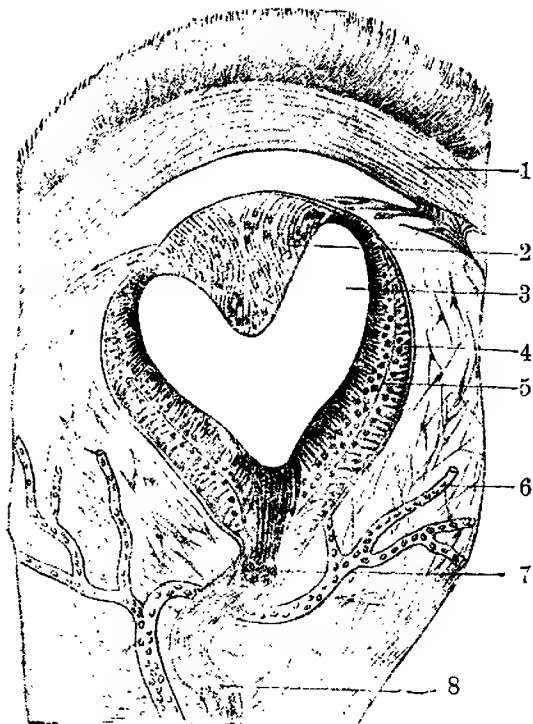


Рис. 253. Продольный разрез темного глаза *Hatteria punctata*. 1 — соединительнотканый лишенный пигмента слой кожи; 2 — хрусталик; 3 — полость глаза, выполненная жидкостью; 4 — сетчатка; 5 — ее ядерный слой; 6 — кровеносные сосуды; 7 — клетки в стобельке темного глаза; 8 — стобелек глаза — его зрительный нерв. По Спенсеру, из Гертвига.

очередь представляющие видоизменение костных чешуй, находящихся в коже акул и скатов, и энтодермическую часть, в которую впадают протоки двух главных желез: печени и поджелудочной, и которая тянется вплоть до заднего прохода. Таким образом задняя эктодермическая кишка в сущности отсутствует. Мы видели уже (стр. 263), что зачаток печени появляется в виде полого выступа кишечника и в таком виде печень свойственна и бесчерепным. Поджелудочная железа возникает в виде трех таких полых отростков. Так как у рыб, кроме того, обыкновенно, имеется целый ряд слепых отростков в той-же области, называемых пилорическими, то было высказано предположение, что предки хордовых имели кишечник со многими слепыми придатками. Передняя часть кишечника у рыб и низших амфи-

бий в течение всей жизни, а у прочих лишь в эмбриональном состоянии прободена жаберными щелями, у низших рыб открывающимися прямо наружу, а у других прикрытыми содержащей окостенения складкой кожи, — жаберной крышкой. Если вместо простых щелей мы находим сообщающиеся с наружной средой выступы кишечника более или менее значительного протяжения, как, напр., у низших рыб, эти выступы получают название жаберных мешков. Вообще передняя часть кишечника служит местом дыхательных процессов. Легкие высших позвоночных не что иное, как полый выступ передней части кишечника, представленный у рыб плавательным пузырем, тоже иногда являющимся парным, и в свою очередь представляющим лишь модификацию последней пары жаберных мешков (Götte, 1905).

Кровеносная система может быть сведена к той же схеме, что и кровеносная система ланцетника, но на брюшном стволе образуется мускулистое пульсирующее расширение — сердце, перегоняющее кровь сзади наперед (рис. 254). Сосуды, приносящие кровь и называемые венами, у зародыша впадают в сердце одним непарным стволом, соответствующим задней части брюшного сосуда ланцетника. Сердце состоит по крайней мере из двух отделов: заднего (у рыб) — предсердия, и более мускулистого переднего — желудочка. Из желудочка берет начало артерия (брюшная аорта), несущая кровь к жабрам, где она окисляется, а оттуда кровь собирается в артерию, лежащую на спине (спинную аорту) и из нее разносится по всему телу по ее ветвям — артериям. Мельчайшие ветвления артерий разбиваются на волосные сосуды, или капилляры, а те снова собираются в вены. Таким образом схема кровообращения позвоночных отличается от таковой бесчерепных (рис. 240) главным образом присутствием пульсирующего расширения — сердца на брюшном стволе.

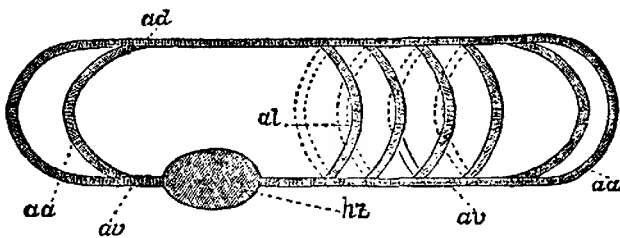


Рис. 254. Схема кровообращения хордовых *ad* — спинной ствол; *av* — брюшной ствол; *hz* — сердце; *aa* — гипотетические дуги, связующие брюшной ствол со спинным в задней части тела; *al* — кольцевые анастомозы в области жабр. По Шимкевичу.

У позвоночных имеются еще особые сосуды, получающие переваренную и просочившуюся через стенки кишечника пищу и не содержащие эритроцитов. Эти сосуды, называемые лимфатическими, впадающие в конце концов в кровеносную систему и представляющие, вероятно, лишь обособившуюся часть последней, стоят в связи с особыми органами — лимфатическими узлами, или железами. Эти последние являются в сущности обособленными участками соединительной ткани, в которых происходит размножение лейкоцитов. Прежде селезенка рассматривалась, как самый крупный из этих узлов, но функция ее, повидимому, иная: она является местом разрушения эритроцитов, тогда как костный мозг — представляет место их новообразования. Переваренная, всосанная лимфатическими сосудами пища, или хилус, получив из желез лейкоциты, делается лимфой, а получив красные кровяные клетки — кровью.

Полость тела позвоночных в эмбриональном состоянии (рис. 255) представляет то же самое разделение на миоцель и спланхноцель, как у бесчерепных, и судьба этих частей та же самая. Стенки миоцели образуют соединительную ткань, скелет и мышцы, а спланхноцель большинства метамер образует обширную полость тела, в которой залегают главные органы. При этом, в то время как миоцель является сегментированным у зародыша,

спланхноцель — не сегментируется даже и в течение развития зародыша. Около сердца обособляется также участок полости тела, коего стенки тесно прилежат к стенке сердца. Этот участок называется перикардиальным.

Выделительная система позвоночных в зародышевом состоянии представляет собой точно так же ряд метамерно расположенных трубок (рис. 256), которые одним концом в виде мерцательной воронки открываются в полость тела,

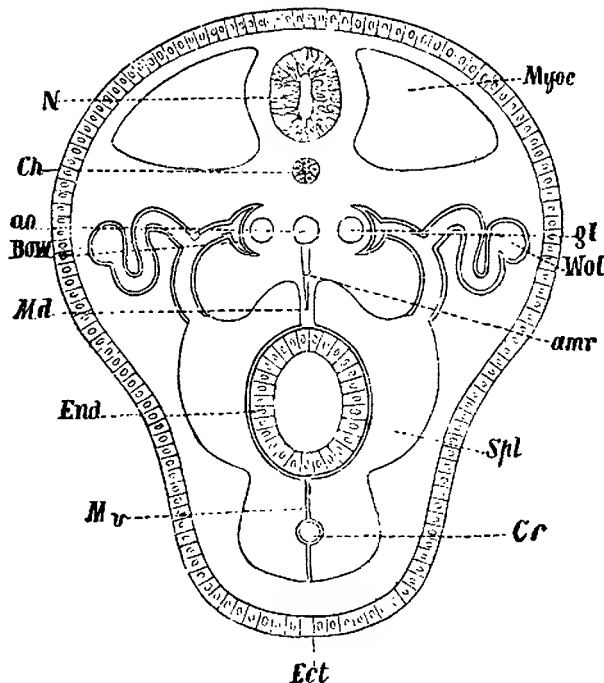


Рис. 255. Схематический разрез хордового животного. Ect — эктодерма; End — энтодерма; N — нервная система; Ch — спинная струна; Myoc — миоцель; Spl — спланхноцель; Mb, Mv — спинной и брюшной мезентерий; Cr — сердце; Ao — верхняя аорта; amr — артерия, отходящая от нее в мезентерий; Bow — боуманова капсула, или расширение метанефридия, облегающее собой сосудистое сплетение (gl) и образующее вместе с последним мальпигиево тельце; Wol — первично-почечный проток. По Шимкевичу.

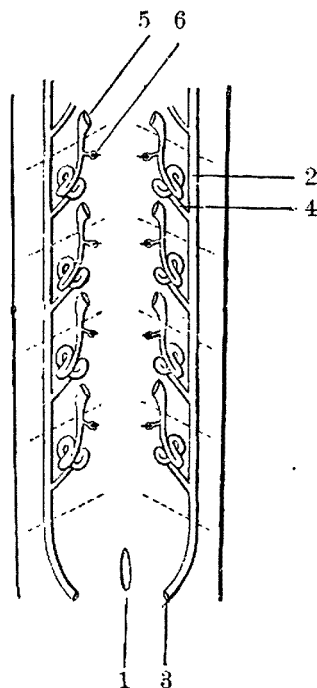


Рис. 256. Схема выделительной системы зародыша позвоночных. 1 — задний проход; 2 — первично-почечный проток; 3 — его наружное отверстие; 4 — нефридные трубки, 5 — их воронки; 6 — боумановы капсулы, облегающие собой кровеносные сплетения, образующие вместе с ними мальпигиевы тельца. Пунктиром обозначены границы мышечных сегментов. На каждый сегмент приходится одна пара трубок. По Семперу.

а другим — не наружу, как метанефридии червей, а в особый канал, который тянется справа и слева вдоль тела животного и открывается потом или наружу, или чаще в заднюю часть кишки. Но так как этот канал, называемый первично-почечным протоком, в своей задней части по крайней мере возникает у некоторых позвоночных в виде эктодермического утолщения, которое превращается потом в лежащую под кожей трубку, то Бовери (1892) сравнивает оба канала с правой и левой половинами перибранхпальной полости, которая выстлана эктодермой и в которую открываются нефридии ланцетника (стр. 263).

Таким образом гомолог перибранхиальной полости у позвоночных не имеет никакого отношения к жаберным щелям и низведен на степень узких каналов, служащих только выводными путями сегментальных трубок каждой стороны. У большинства же позвоночных нефридиальные трубки, увеличиваясь в числе, теряют метамерное расположение, теряют сообщение с полостью тела, соединяются через разрастание промежуточной соединительной ткани в две более или менее компактные массы, носящие название почек. Почки тоже представляют комплекс трубок, но обыкновенно замкнутых на том конце, где должна быть воронка и выделяющих при опытах с введением в тело красок в различных своих частях и аммиачный кармин (в пузырьвидных расширениях, называемых боумановыми капсулами), и индигокармин (на протяжении самих канальцев, называемых мочевыми).

Гонады, в числе одной пары (в отличие от бесчерепных; стр. 265) развиваются не в связи с миоцелем, как у ланцетника, а в связи с несегментированным спланхноцелем и представляют собой местные набухания целотелия, или иначе перитонеального эпителия, выстилающего полость тела. Из этих обыкновенно парных набуханий половые продукты или падают в полость тела и выводятся частями метанефридиальной системы (у самок), или же части нефридиальной системы приходят в непосредственную связь с половыми зачатками (у самцов) и превращаются в половые протоки. Вообще же половые протоки открываются то в заднюю часть кишки, то вместе с мочевым отверстием наружу, то даже отдельно от последнего (у костистых рыб).

В развитии некоторых позвоночных, представляющих типичных Deuterostomia и Enterocoelia, напр. высших амфибий, играет большую роль превращение. Высшие амфибии, вылупляясь в виде головастика с хвостом, жаберными щелями и наружными жаберными придатками, в этом виде вполне сходны с низшими амфибиями, в течение всей жизни имеющими хвост, жаберные щели и наружные жабры. Но потом эти личинки, или головастики, теряют наружные жабры, жаберные щели и хвост и принимают форму, свойственную лягушкам и др. дышащим исключительно легкими амфибиям (рис. 257) (см. главу VI). Сообразно с приобретением легочного дыхания подвергается в течение развития громадным изменениям

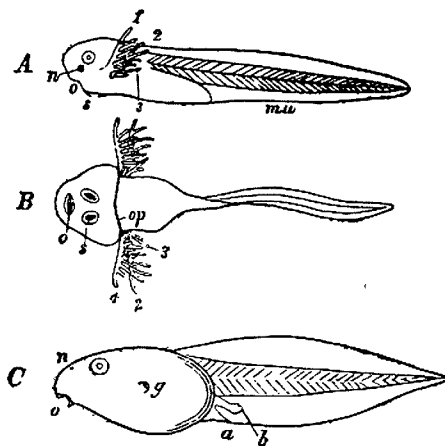


Рис. 257. Головастик лягушки. А — стадия с наружными и внутренними жабрами, видимая сбоку; В — та же стадия с брюшной стороны; С — более поздняя стадия только с внутренними жабрами, видимая сбоку; 1, 2, 3 — наружные жабры; а — задний проход; б — задняя конечность; г — отверстие, ведущее в полость под жаберную крышку; п — обонятельное отверстие; о — рот; ор — прикрывающая жаберные щели складка кожи, или жаберная крышка; s — присоски. Из Гертвига.

и данная выше схема кровообращения, но зародышевые формы всех позвоночных вначале имеют кровообращение, близкое к данной схеме. Прочие позвоночные, хотя и не представляют, за небольшими исключениями, признаков превращений, но имеют в яйце многочисленные провизорные, т.-е. временно появляющиеся, органы. Так, напр., у всех позвоночных появляются жаберные щели, которые потом у дышащих воздухом исчезают, кроме одной пары, дающей начало некоторым частям уха у наземных позвоночных. Вообще, ни в одной группе не встречается такого

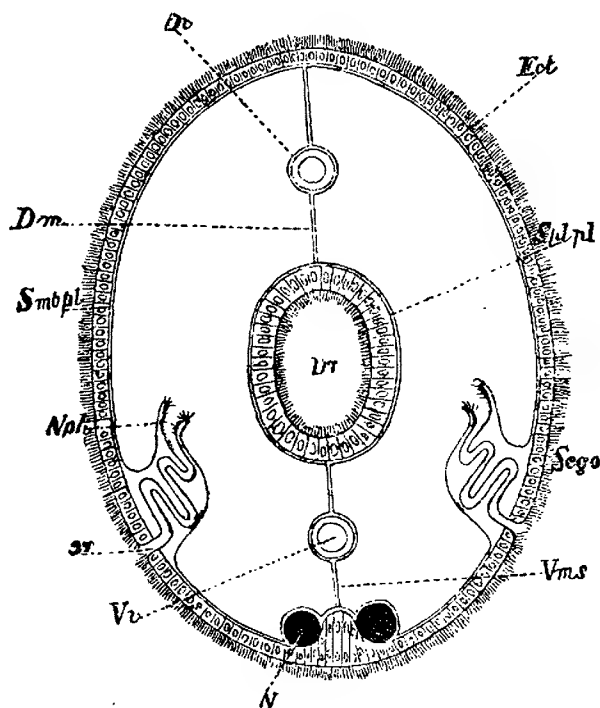


Рис. 258. Схематический разрез вторично-полостного червя. Ect—эктодерма; Dt—кишечный канал; Smbpl и Smlpl—целотелий; Dv и Vv—спинной и брюшной сосуды; N—нервные брюшинные стволы; Sggo—метанефридии; or—их наружные отверстия; Nph—их вогнутости. По Шимкевичу.

настоящего и последовательного повторения в истории развития тех стадий, которые проходились предками их в течение веков. Таким образом, Acrania, или бесчерепные, представляют собой формы с нервной трубкой, но без мозгового расширения, с хордой, тянущейся под всей нервной трубкой, от переднего конца ее до заднего, с многочисленными жаберными щелями, открывающимися в перибранхиальную полость и не имеют обособленного сердца. Vertebrata s. Craniata, или позвоночные, представляют формы с нервной трубкой, образующей спереди головной мозг, с хордой, не заходящей спереди далее основания черепа, с жаберными щелями, немногочисленными и открывающимися то

наружу, то под жаберную крышку или исчезающими у взрослой формы, и имеют сердце.

Tunicata, или оболочники, — представляют формы редуцированные и в личиночном состоянии имеют нервную трубку с просто устроенным мозговым расширением, а во взрослом состоянии имеют плотный ганглий; хорда развита только в хвостовой части зародыша, атрофирующейся у большинства взрослых форм, а жаберные щели открываются в перибранхиальную полость; сердце имеется.

Происхождение хордовых.

Вопрос о происхождении хордовых далек до окончательного решения. После того, как Осмпер первый открыл, что почки Craniata представляют собой комплекс сходных с метанефридиями червей трубок, стали видеть предков позвоночных в многочленистых,

или полимерных, вторичнополостных червей — Annelida (Semper, 1875—76; Dobrn, 1875 81—82) почему и самая гипотеза получила название аннелидной теории.

В самом деле, хордовые, подобно этим червям, являются и вторично-полостными, и членистыми животными. Некоторые высказывают предположение, что плавники рыб представляют собой результат слияния пароподий. У аннелид с каждой стороны имеются два ряда пароподий: спинной и брюшной. Два верхние ряда могли слиться для образования непарной складки, огибающей спину и хвост и давшей начало непарным плавникам, тогда как нижние ряды пароподий, слившись вдоль, могли дать две боковые складки, перешедшие потом в парные плавники (стр. 269; рис. 249).

Различные позвоночных и бесчерепных от червей прежде всего выражаются в разделении полости тела двух первых форм на мнощель и спланхноцель, причем дефицитивная полость тела образуется у них только насчет этого последнего (рис. 242 и 255). При

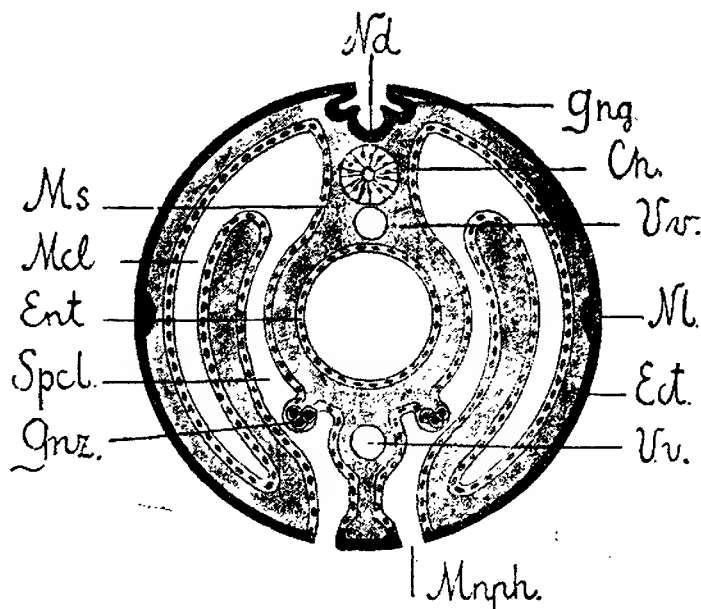


Рис. 259. Схема позвоночного животного в поперечном разрезе. Nd—нервная система в виде еще незакрывшегося желобка; Gng—зачатки метамерно по бокам ее расположенных ганглиев; Ch—хорда; Ms—мезенхима; Mcl—мнощель; Spcl—спланхноцель; Ent—кишечник (энтодерма); Ect—эпителий кожи (эктодерма); Gnz—половые клетки; Mph—абдоминальные поры, сравниваемые с метанефридиями; Vv—кровеносные сосуды (спинная и брюшная аорты); Nl—боковые первичные стволы (ср. рис. 182), не выраженные у позвоночных. По Шимкевичу.

этом, для того, чтобы иметь возможность сравнивать четыре продольные мышцы хордовых с таковыми червей (стр. 271), мы можем принять, что мнощель представляет собой в сущности не верхний (спинной), а наружный отдел целома, а спланхноцель не нижний (брюшной), а внутренний отдел его (рис. 259). Нефридальные каналы хордовых открываются не наружу, а в перибранхальную полость или в первично-почечный проток. Эта последняя особенность, впрочем, может быть объяснена предположением, что участок эктодермы, на коем лежали отверстия метанефридиев, углубился, сначала в виде продольного желобка, края которого потом замкнулись, и желобок превратился в лежащую под кожей трубку. У Ascania этот процесс имел место в средней и передней частях тела, причем жаберные отверстия также попали за дно желобковидного, а потом трубчатого органа. У Craniata процесс этот имел место в средней и задней частях тела, и жаберные отверстия остались снаружи (ср. рис. 255 и 258), причем существующие у низших позвоночных парные, т. наз. абдоминальные поры, сообщающие полость тела с наружной средой и лежащие позади или по бокам заднего прохода (рис. 259), можно рассматривать

как метанефридии, на которые процесс образования общего продольного выводного протока не распространялся, ибо он не шел далее заляпроходного отверстия, и почечные протоки открываются у большинства позвоночных в конечную часть задней кишки. Постепенно, однако, эти первоначально эктодермические первично-почечные протоки заместились мезодермическими, образованными слиянием выводных концов нефридных труб.

Но существенное препятствие для принятия этой гипотезы встречается со стороны сравнения первой системы. Главная часть нервной системы хордовых представляет в типичной своей форме нервную трубку, возникающую в большинстве случаев в виде желобковидного углубления эктодермы (рис. 236), которое потом замыкается и ложится под кожей, и при этом означенная нервная трубка на всем ее протяжении лежит на спинной стороне животного (рис. 250, А).

У высших червей, как и у многих беспозвоночных, нервная система лежит на брюшной стороне, и только часть ее — головной ганглий, — на спинной, причем система эта представлена двумя рядами метамерно расположенных ганглиев (ср. рис. 255 и 258).

Собственно переход из метамерной формы нервной системы в трубчатую можно легко себе представить. Если допустим, что эктодерма, лежащая между двумя ганглиозными шнурами (рис. 258), углубилась в виде желобка, а потом в виде трубки внутрь, то возможно, что обе половины ганглиозной цепочки были увлечены при этом углублении и вошли в состав стенок самой нервной трубки. На нервной трубке зародыша некоторых позвоночных действительно замечаются чередующиеся перетяжки и утолщения, или нейромеры, считаемые некоторыми за указание на метамерность спинномозговой трубки. Но с другой стороны допустимо и то предположение, что в состав нервной трубки вошел только один из четырех нервных стволов *Tetranerula* (стр. 220), а именно спинной, который у аппендикулярий и др. тоже снабжен метамерными ганглиями (рис. 248). Затем, расположение отходящих от спинномозговой трубки нервов является метамерным: на каждый сегмент приходится пара чувствующих и пара двигательных корешков (рис. 235, 251). Ганглии чувствующих корешков некоторыми сравниваются с ганглиями, лежащими в паранодиях червей, но у зародыша они возникают в виде парных набуханий участка, соединяющего нервную трубку с эктодермой зародыша (рис. 236), и отчасти могут быть сравнены с глазными зачатками (тем более, что ретина глаз позвоночных имеет некоторое сходство по строению с ганглием) или точнее с зачатками каких-то органов чувств (см. ниже). Но затруднение состоит в следующем: если нервная система хордовых лежит на спинной стороне, а червей — на брюшной, то Семпер и Дори сделали предположение, что не только брюшная цепочка, вследствие вышеописанных процессов, превратилась в спинную трубку, но что это превращение, естественно, должно было распространиться и на головной ганглий, образовавший тоже полый внутри головной мозг у позвоночных или передний конец нервной трубки у бесчерепных.

Не трудно при этом видеть, что рот, который у червей лежит между головным ганглием и передним ганглием брюшной цепочки, у хордовых должен был бы оказаться на спинной стороне, ибо брюшная сторона червей стала у хордовых спинной, и что этот рот должен был-бы вести в пищевод, прободающий нервную трубку, ибо как головной ганглий, лежавший на спине червей, так и их послеротовые брюшные ганглии образовали один общий орган — нервную спинную трубку.

До сих пор попытки найти след такого ротового отверстия на спинной стороне, напр. в темной области, были неудачны, и органы, которым приписывали это значение, как потом оказавшись, не имели его. Бирд (Beard, 1886, 88) для устранения этого неудобства высказал предположение, что головной ганглий червей мог совсем атрофироваться у позвоночных, и функции его могли перейти на передние ганглии брюшной цепочки, которые и образовали головной мозг. Майнот (Minot, 1879) делает другое предположение. Главнейшие части глаз позвоночных возникают в виде полых боковых выступов передней части мозга зародыша, или так наз. глазных пузырей, а не в виде углубления эктодермы, как у прочих типов. Майнот предполагает, что парные глаза позвоночных представляют собой раздвинувшиеся и отошедшие на бок две половины головного мозга червей.

Однако это последнее предположение вряд ли может быть принято. Гораздо естественнее допустить, что глаза позвоночных первоначально возникали так же, как и глаза прочих типов в виде углублений эктодермы, которые превратились потом в замкнутые, лежащие под кожей пузырьки. Но при образовании желобковидного углубления, повлекшего к превращению нервной системы в трубку, эти зачатки глаз также были увлечены внутрь и вошли в состав стенки мозговой трубки. Поэтому-то они и появляются в истории развития позвоночных не как углубления эктодермы, а как выступы мозговой трубки. Затем, если глазных пузырей было не одна, а две или три пары, то нет основания придавать особое значение передней паре (стр. 273). Такую-же судьбу претерпели и ганглии спинномозговых корешков. Очевидно, что у предка позвоночных на спинной стороне имелось два ряда парных метамерных органов чувств, или плакод, как предлагал называть зачатки Купфер, из которых только передние видоизменялись в парные и непарные глаза, а задние — в ганглии.

Гипотеза Семпера и Дориа оказалась, однако, верной в одном отношении, а именно в том, что ротовое отверстие позвоночных и бесчерепных не есть первичное, унаследованное от предков, а позднейшее приобретение. У зародыша ланцетника оно появляется сначала на левой стороне и, на первый взгляд, хотя не вполне, но все же напоминает жаберную щель, а потом перемещается на передний конец тела. Можно считать также вероятным, что и ротовое отверстие позвоночных не есть первичное, и некоторые предполагают, что оно образовалось путем слияния двух жаберных щелей. Однако, едва ли не более вероятно, что ротовое отверстие представляет собою тоже углубившуюся и проравшуюся плакodu (Шамкевич, 1904). Самое допущение перенесения функции ротового отверстия у животных, имеющих жаберные щели, не должно казаться неправдоподобным. В Мюнхенском музее имеются, напр., два карпа с совершенно заросшими ртами, имевшие возможность питаться только через жаберные щели (Pauly, 1906). Также питаются обезглавленные головастики (Weber, 1909). Впереди рта, но позади зачатки органа обоняния у низших позвоночных эктодерма образует небольшое впячение внутрь, которое весьма напоминает собой зачаток ротовой полости (Kupffer, 1893). Но это впячение, у высших позвоночных стоящее в связи с настоящей ротовой полостью зародыша, не приходит в сообщение с эктодермической частью кишечника, как это имеет место при развитии настоящей ротовой полости, а, отделившись от эктодермы, пристрастает к нижней поверхности мозга, образуя рудиментарный орган — ниже-мозговой придаток, или гипофиз (hypophysis) (рис. 250, А). Купфером было высказано предположение, что мы имеем дело с остатком первичного рта и первичной ротовой полости, утерявшими свою первоначальную функцию¹⁾.

Таким образом у позвоночных имело место такое же отступление ротового отверстия назад, как и у членистоногих (стр. 233), но при этом первоначальное ротовое отверстие у позвоночных заместилось новым.

Предполагаемая замена первоначального ротового отверстия отнюдь еще не решает вопроса о том, куда девался рот членистых червей, если их принимать за предков позвоночных. В самом деле, этот рот должен был бы лежать вовсе не там, где гипофиз, а ско-

¹⁾ У круглоротых, напр., у миноги, гипофиз, вращая при своем развитии вглубь по направлению к мозговой трубке, увлекает за собой и обонятельную ямку, которая называется открывающейся таким образом не наружу, а в гипофизарную трубку. В пользу предположения Купфера говорит и то обстоятельство, что у родственной миноге *Muxine* гипофиз открывается задним концом в кишечник и служит для проведения воды к жабрам. Но с другой стороны имеются и иные толкования значения гипофиза: одни (Willey, 1894; Stendell, 1916) сравнивают его с обособившейся частью обонятельной ямки (Келликеровской, см. стр. 262) бесчерепных, другие с особой железой (периферической) оболочников, лежащей под ганглием и открывающейся в обонятельную ямку, лежащую в жаберной полости. Наконец, в последнее время выдвигают сравнение гипофиза с ямкой, лежащей у зародыша ланцетника впереди рта или преоральной (Goodrich, 1917).

рее на спинной стороне зародыша, приблизительно в области темени, а потом и отношение его к нервной трубке должно бы быть иным, как это указано выше.

Попытку обойти эти возражения и при этом вывести хордовых уже непосредственно от трохофоры (стр. 218) делает Дельсман (Delsman, 1912). Свои соображения он основывает на том факте, что, при образовании нервной трубки у хордовых, она у зародыша спереди открывается наружу отверстием, т. наз. невропором (*neuroporus*), а сзади посредством бывшего бластопора, получающего уже название невро-энтерического канала (*canalis neuroentericus*), она стоит в сообщении с кишечником. Дельсман сравнивает полость нервной трубки хордовых с полостью пищевода трохофоры. Пищевод при этом удлинился и, слившись с брюшной нервной цепочкой, образовал нервную трубку, вследствие чего нервная трубка заняла спинное положение, и прежний пищевод таким образом поте-

рял свою прежнюю функцию, хотя свойственные ему мерцательные реснички сохранились на внутренней поверхности нервной трубки. Прежний рот стал невропором, а вместо него возник новый рот; но и эта гипотеза все-же идет предков хордовых, принадлежащих к *Enterocoelia* и *Deuterostomia*, среди червей, относящихся к *Eterocoelia* и *Protostomia*, т.е. глубоко отличных по своей природе от хордовых (стр. 222).

Кишечножаберные.

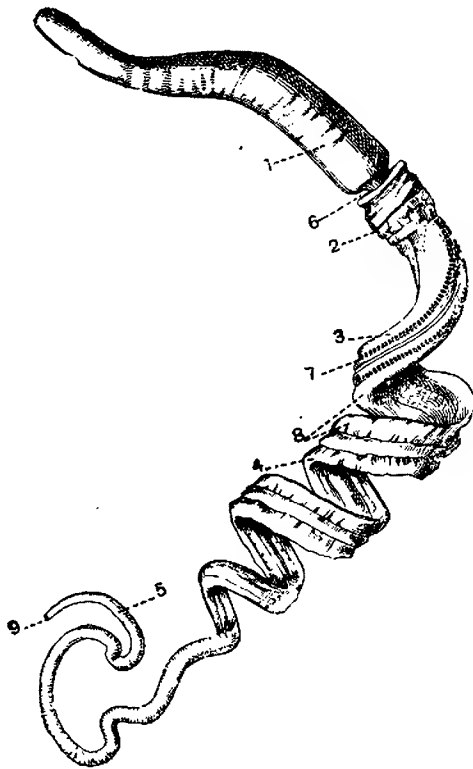


Рис. 260. *Balanoglossus kowalevskii*. 1—хобот; 2—воротник; 3—туловище; 4—область, где развиты половые органы; 5—хвостовая часть; 6—рот; 7—жаберные щели; 8—бока туловища; 9—задний проход. По Бэтсону из Шиплея.

В виду означенных затруднений, встречаемых аннелидной гипотезой происхождения хордовых, было давно обращено внимание на одну группу из олигомерных червей, которая также, представляя, как и хордовые, типичных *Enterocoelia* и *Deuterostomia*, обладает и жаберными щелями, подобными таковым хордовых. Я разумею *Enteropneusta*, о родстве которых с позвоночными говорили многие авторы: Геккель, Бэтсон (1866), Шимкевич (1889 и 1890), Уиллей (1893), Мастерман (1897) и др. Эти черви имеют тело, состоящее

из 3 отделов: хобота, воротника и туловища (рис. 260). Каждый из двух задних отделов имеет у зародыша свою пару целомических полостей, и свой непарный целом имеется и в хоботе (рис. 264), так что эти черви являются трехчленистыми вторичнополостными формами, хотя у взрослой формы целом у большинства из них может в значительной мере заполняться разросшейся мезодермической тканью, кроме некоторых низших форм, как *Harrimania* (Ritter, 1900) и *Protobalanus* (Caullery et Mesnil, 1904), у которых целомические полости сохраняются.

Не входя в детальное описание этих форм и близких им сидящих колониальных Pterobranchia, укажем лишь на главные черты, которые они разделяют с хордовыми.

Рот, лежащий на брюшной стороне воротника, ведет в переднюю часть кишечника, за которой следует отдел, лежащий уже в туловище и сообщающийся жаберными щелями с наружной средой. Эти жаберные щели устроены довольно сложно и напоминают отчасти жаберные щели молодых ланцетников. Позади этого отдела лежит отдел, который у некоторых представителей Enteropneusta, как я это нашел у беломорской формы, а Шпенгель (Spengel, 1893) и у некоторых других, тоже сообщается с наружной средой, но при помощи чрезвычайно простой формы щелей. Это простые поры, которыми подходящий к стенке тела кишечник открывается наружу¹⁾.

На мой взгляд (Шимкевич, 1889), это самая простейшая форма жаберных щелей, какая только нам известна. Таких щелей может быть два симметричных ряда, как и настоящих, или один спинной ряд. Эти факты позволяют нам нарисовать картину возникновения жаберных щелей вообще. Вероятно, передняя часть кишечника предка хордовых служила для дыхания, и в интересах увеличения дыхательной поверхности на стенках этой части кишечника появились складки, которые, достигнув стенки тела, провалились наружу, и вода стала выходить через таким образом возникшие поры наружу, минуя кишечник. Отметим, однако, что у родственных кишечножаберных Pterobranchia жаберных щелей (тоже очень просто устроенных) всего одна, как и у аппендикулярий. Да и для асцидий Жюлен (Julin, 1904) принимает за исходную форму гипотетическую Protoascidia всего с двумя парами жаберных щелей.

Но возможно, что это уменьшение числа жаберных щелей есть результат упрощения в зависимости от сидячего образа жизни, который ведут эти формы или вели их предки.

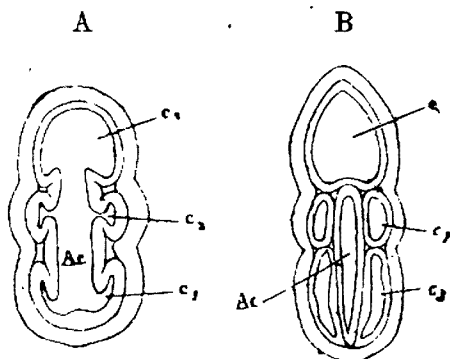


Рис. 261. Образование целомиических полостей у *Balanoglossus*. А—более ранняя, В—более поздняя стадия. Ас—кишечник зародыша; c_1 , c_2 , c_3 —целомиические полости, возникающие в виде полых выступов кишечника, впоследствии отшнуровывающихся; c_1 —полость хобота; c_2 —полость воротника; c_3 —полость туловища. По Блессону.

¹⁾ Подобные поры, сообщающие ветви кишечника с наружной средой, имеются еще на конце спинных придатков (cerata), в которые заходят ветви кишечника, у моллюсков сем. Acolitidae, но там их значение какое-то другое. Прежде думали, что в конечных расширениях этих кишечных ветвей происходит образование стрекательных пузырьков, но теперь мы знаем (см. примеч. на стр. 176), что пузырьки, находящиеся в коже моллюсков, принадлежат не им, а соседним им кишечнополостным. Возможно, что поры служат для удаления этих пузырьков, повидимому, не перерабатывающихся.

Конечно, все это закрепилось путем естественного подбора, о котором будем говорить ниже, ибо было полезно для организма. Кишечник перестал подвергаться постоянному промыванию водой, что неизбежно при кишечном дыхании. Впрочем, для еще большего устранения этого неудобства одновременно с жаберными щелями выработалась еще одна особенность. У *Enteropneusta* передняя часть кишечника имеет в разрезе форму цифры 8, при чем верхний этаж служит для прохождения воды к жабрам, а нижний для прохождения пищи в дальнейшую часть кишки (рис. 262).

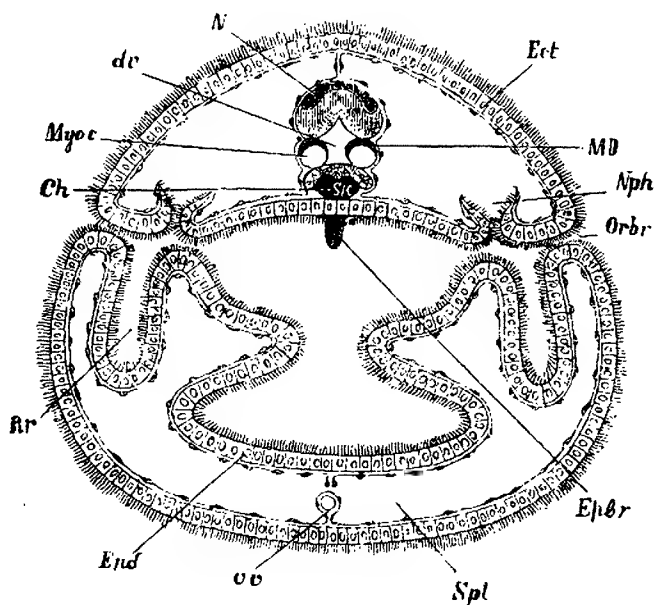


Рис. 262. Схематический разрез *Enteropneusta* на границе воротника и туловища на уровне первой жаберной щели. Ect—эктодерма; N—нервная трубка; End—часть кишечника, соответствующая эндостилю; Br—мешковидный выступ жаберной щели; Orbr—наружное жаберное отверстие; Eubr—наджаберная пластинка; Nph—метанефридиальная воронка; Myoc—целом туловища, заходящий в виде двух отростков в воротник; Spl—целом воротника; dv, vv—спинной и брюшной сосуды; Ch—отросток кишечника, или хорда; sk—плотное выделение клеток хорды, играющее роль скелета; MD—мышцы, залегающие в стенке отростков туловищного целома. По Шимкевичу.

У оболочников и бесчерепных эта брюшная часть низведена на степень небольшого желобка, или эндостилия, лежащего по срединной брюшной линии жаберной области и имеющего также отношение к питанию (рис. 243, 244, 245). Клетки этого желобка частью железистые, частью снабжены жгутиками и ресничками. К комочкам слизи, выделяемым этими клетками, пристают находящиеся в воде жаберной полости мелкие животные и вообще пищевые частицы, а движением жгутов и ресничек желобка эти комочки вместе с пищей прогоняются в следующую часть кишечного канала, где пища переваривается. Таким образом, вода идет через жаберные отверстия в перибранхиальную полость и наружу, а пища — в кишечник. У позвоночных в эмбриональном состоянии тоже в жаберной области имеется желобок, соответствующий эндостилю, но у взрослого животного он отшнуро-

ывается от кишки и превращается в рудиментарный орган, носящий название щитовидной железы (gl. thyreoidea; рис. 250, А).

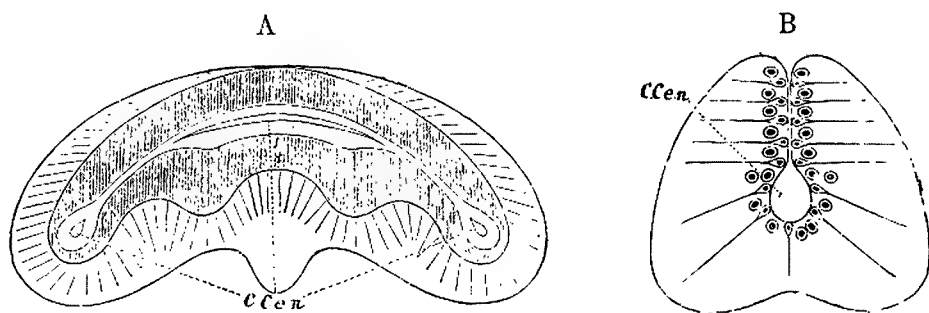


Рис. 263. Схема поперечного разреза нервной трубки *Enteropneusta*. С. Cen — центральный канал трубки, подразделившийся на две боковые и одну срединную часть. Клеточная часть трубки заштрихована, а линии обозначают отростки опорных клеток. В. — Схема поперечного разреза нервной трубки ланцетника; внутри центральный канал (С. Cen), около коего расположены как ганглиозные, так и опорные клетки (клетки невроглии). По Шимкевичу.

Присутствие на средней части кишечника *Enteropneusta* многочисленных выступов тоже удовлетворяет нашему представлению о предках хордовых (стр. 274).

Нервная система имеет своеобразное строение: под всей мерцающей эктодермой имеется сплетение нервных волокон, которое как на срединной спинной линии, так и на брюшной образует два небольших продольных утолщения, которые могут быть сравнены со спинным и брюшным нервными стволами и которые соединены спереди таким же кольцевидным утолщением. Главную же часть нервной системы представляет собой

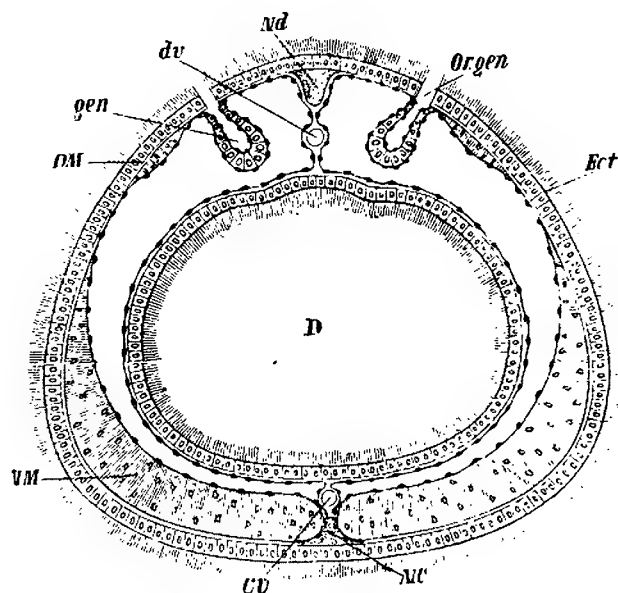


Рис. 264. Схематический разрез через туловищную часть *Enteropneusta*. D — кишечник; Nv, Nd — брюшной и спинной нервные стволы; gen и Orgen — половые органы с их оплустиями; DM, VM — спинные и брюшные продольные мышцы; dv, vv — спинной и брюшной сосуды. По Шимкевичу.

нервная трубка с отчасти редуцированной полостью, но развитая только на протяжении воротника и стоящая в сообщении с паружной средой иногда как на переднем, так на заднем конце тела посредством невропоров даже у взрослого (рис. 262, 263, 264). Особых органов чувств нет.

Третья особенность, сближающая *Enteropneusta* с позвоночными, это — непарный отросток кишечника, вдающийся довольно далеко в хобот, у некоторых (у *Saccoglossus* ¹⁾ по моим наблюдениям 1889; у *Parrimania* по Риттеру, 1900) тянущийся в виде желобка по спинной стенке передней части кишечника и сравниваемый многими с хордой, которая у зародыша хордовых тоже развивается, как желобок или утолщение на верхней стенке зародышевого кишечника, и только потом является уже в виде самостоятельного шнура.

Таким образом, жаберные щели, первая трубка, зачаток хорды — вот признаки, сближающие кишечножаберных с хордовыми.

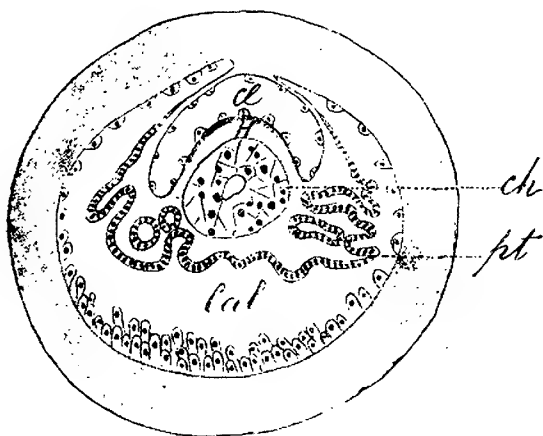


Рис. 265. Схематизированный поперечный разрез через комплекс органов хобота беломорского *Saccoglossus mereskovskii*. *Coel* — целом; *Cl* — перикардальная полость; *H* — полость сердца, снизу ограниченная хордой (*ch*) и сообщаемая с системой лаун, лежащих в складках внутренней стенки целома и считаемых некоторыми за органы выделения (*pt*). По Шимкевичу.

Отметим, что некоторым мшанкам (*Nitsche*, 1875; *Saefstigen*, 1888; *Braem*, 1890) и *Phoronis* (при регенерации головки по Е. Шульцу, 1901) свойственна одинаково с типичными хордовыми наклонность к вворачиванию головного ганглия, приводящая у *Enteropneusta* к образованию настоящей нервной трубки.

Кровеносная система *Enteropneusta* построена по общему плану: имеются брюшной и спинной стволы, соединенные на переднем и заднем концах. Своеобразное отношение пред-

ставляет так-назв. сердце *Enteropneusta* и *Pterobranchia*. По моим наблюдениям (1889) в хоботе, кроме обширной целомической полости, залегает небольшая другая целомическая полость, представляющая как бы спинной участок целома. Эта полость заслуживает название перикардальной, и на ее нижней стенке, где мышечный слой особенно сильно развит, находится желобок (рис. 265). Этот желобок, ограниченный снизу хордой, и представляет собой сердце, и сокращением его верхней стенки кровь из занимающей полость желобка лакуны гонится в сосуды туловища. Такое-же желобковидное сердце свойственно по Заленскому (1902) и некоторым аппендикуляриям. У зародышей асцидий и других оболочников залагается сначала перикардиальный пузырь, содержащий цело-

¹⁾ Spengel (1901) относит означенную беломорскую форму к установленному им в 1893 году р. *Dolichoglossus*, но я удерживаю предложенное мною в 1892 году родовое наименование этой формы.

мическую полость, затем стенка его углубляется в виде желобка, а потом края его замыкаются и желобок превращается в настоящее трубчатое сердце. Таким образом, желобковидное сердце *Enteropneusta*, *Pterobranchia* и аппендикулярный представляет как-бы стадию развития настоящего трубчатого сердца (ср. Давыдов, 1902). С другой стороны отношения сердца у первых двух групп к отростку кишечника, т.-е. хорде, до чрезвычайности напоминают отношения зачатка сердца к кишечнику у зародышей низших позвоночных (рис. 266), но в то время, как у позвоночных и оболочников сердце лежит в средней части тела позади рта и под кишечником, у *Enteropneusta* и *Pterobranchia* — в передней впереди рта и над кишечником.

Для ясного понимания рис. 266 и сравнения спинного положения сердца у *Enteropneusta* и *Pterobranchia* с одной стороны и брюшного поло-

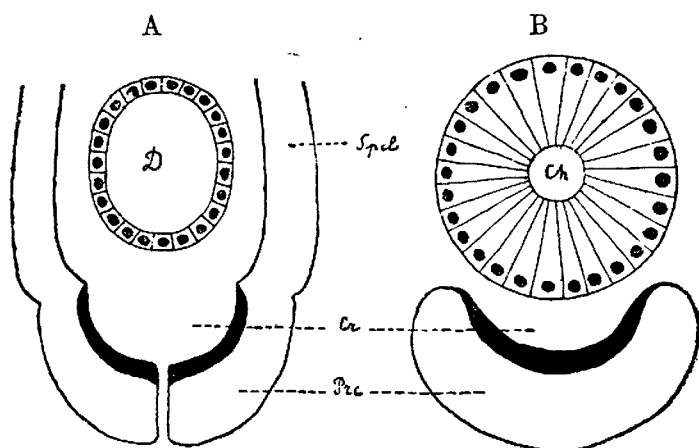


Рис. 266. Схема, изображающая отношения сердца и кишечника: А — у зародыша низших позвоночных; В — у *Enteropneusta* (в хоботе). D — кишечник; Ch — передний отросток кишечника, или хорда; Spl — целомическая полость; Gr — полость сердца; Per — полость перикардия. По Шимкевичу.

жения у прочих хордовых — с другой (см. стр. 309) надо допустить, что перикардийный пузырь первых, при своем перемещении вперед, обогнул передний слепой конец отростка кишечника, т.-е. хорды, оставаясь своим желобком обращенным к стенке отростка, и таким образом оказался лежащим по отношению к кишечнику уже не с брюшной стороны (рис. 266, А), а со спинной (рис. 265).

Выделительная система у *Enteropneusta* представлена в ее типичной форме двумя парами очень коротких нефридных трубок, из коих одна пара открывается в целом хобота наружу, а другая — в целом воротника и первую жаберную щель (рис. 262). Однако, от первой пары у громадного большинства видов остается лишь одна левая трубка, а правая не развивается.

Гонады помещены в туловище и представляют два или большее число рядов набуханий целотелля (у беломорской формы) (рис. 264). Половые продукты выходят наружу через отверстия в кожном слое. Можно при

этом вспомнить бесчерепных, у коих половые продукты выходят через прорыв в перебранхиальную полость, но, припоминая развитие этой последней (в виде складки накожных покровов), не трудно видеть, что по существу различие между *Enteropneusta* и *Acrania* в этом отношении невелико (стр. 266).

Главное затруднение при сравнении этих форм состоит в том, что у *Acrania* целом состоит из многих метамер и поделен на спланхиоцель и миоцель, чего у *Enteropneusta* нет. Эти последние по существу являются формами олигомерными, а именно трехчленистыми, почему я и предложил назвать их *Triarticulata*, а позже Мастерман назвал их *Trimetamera*. Если припомнить иглокожих, то у их личинок (рис. 234, В), с которыми личинка

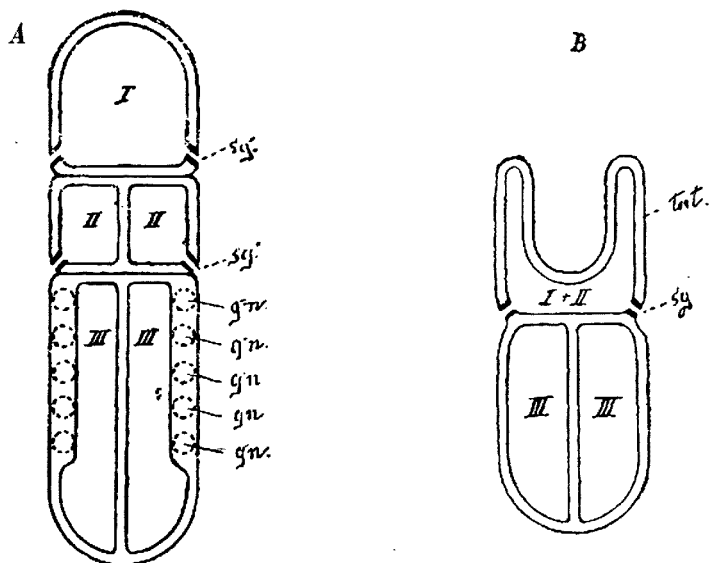


Рис. 267. А—схема расположения целома у *Enteropneusta*. I—целом хобота; II—целом воронки; III—целом туловища; gn—полости гонад; sg—нефридиальные трубки. В—схема расположения целома у личинки иглокожих. I + II—предротовые участки и гидроцель, слитые вместе и образующие амбулакральное кольцо, дающее отростки в щупальца (tnt); III—целомнические мешки; sg—трубки, из коих развивается только левая, образующая каменистый канал. По Шимкевичу.

Enteropneusta представляет несомненное сходство, также можно отличить три обыкновенно парных участка целома: предротовой, гидроцель и целом т.-е. три метамеры (стр. 266). При этом у иглокожих в передних двух метамерах развиваются только левые участки, полости которых при помощи одного каменистого канала сообщаются с наружной средой. Аналогичным образом в хоботе *Enteropneusta* в громадном большинстве случаев сохраняется только левая нефридиальная трубка, которая сообщает левую сторону хоботного целома с паружной средой. Иначе говоря, возможно сравнение каменистого канала с нефридиальной трубкой левой стороны, утерявшей свою пару, тем более, что, как мы видели, в некоторых случаях закладываются два канала (стр. 259), как и у некоторых видов *Enteropneusta* (*Balanoglossus kupperi*) удерживаются две трубки.

Отметим, что кишечножаберные являют ряд особенностей, указывающих на низкую их организацию: ось их тела, как указано (стр. 222), совпадает с главной осью гастротакси, или кишечнополостного животного, чего нет ни у одного другого двусимметричного животного; все тело имеет мерцательный покров; имеется нервное сплетение под всей эктодермой, сравнение коего тоже надо искать у кишечнополостных и иглокожих; сама нервная система еще не обособлена от эктодермы, насчет которой она развивается¹⁾: метанефридии в виде коротких каналов или даже пор, каковыми должны были являться эти органы у *Tetrahymena*; наклонность к образованию колоний путем почкования, столь распространенная у кишечнополостных, свойственна *Pterobranchia*, как она передается и некоторым *Tunicata*. Возможно, что самая ткань хорды представляет собой наследие, полученное от радиальных предков, у которых подобная же энтодермического происхождения ткань развивается в виде опорного элемента в щупальцах и при их основании (стр. 122). Вышеуказанное (стр. 287) положение сердца *Enteropneusta* и *Pterobranchia* указывает, что этим формам свойственно смещение ротового отверстия кзади. Вероятно, первоначальное ротовое отверстие у этих форм лежало в первой метамере, а затем произошло смещение его кзади, вследствие чего и образовался передний слепой выступ кишечника, причем клетки его сохранили характер опорной ткани, унаследованной от радиальных предков. Смещение сердца в переднюю метамеру могло произойти тем же путем, как это происходит у позвоночных в случае аномального положения сердца впереди ротового отверстия при уродстве, называемом омфалоцефалией. У предков хордовых, может быть, был такой же выступ кишечника, а распространение хордовой ткани привело к образованию настоящей хорды на протяжении спинной срединной линии. Но у них сердце не претерпело омфалоцефалического смещения, а осталось в средней части тела.

Во всяком случае естественно допустить, что спинная нервная трубка и составляющий ее продолжение спинной шнур (у аппендикулярий снабженный ганглиями) представляют остаток спинного ствола *Tetrahymena*, а брюшной ствол *Enteropneusta* и других — брюшного ствола *Tetrahymena* (стр. 220; рис. 182).

Не входя в дальнейшие подробности, можно формулировать изложенный взгляд на происхождение хордовых следующим образом. Заключение.

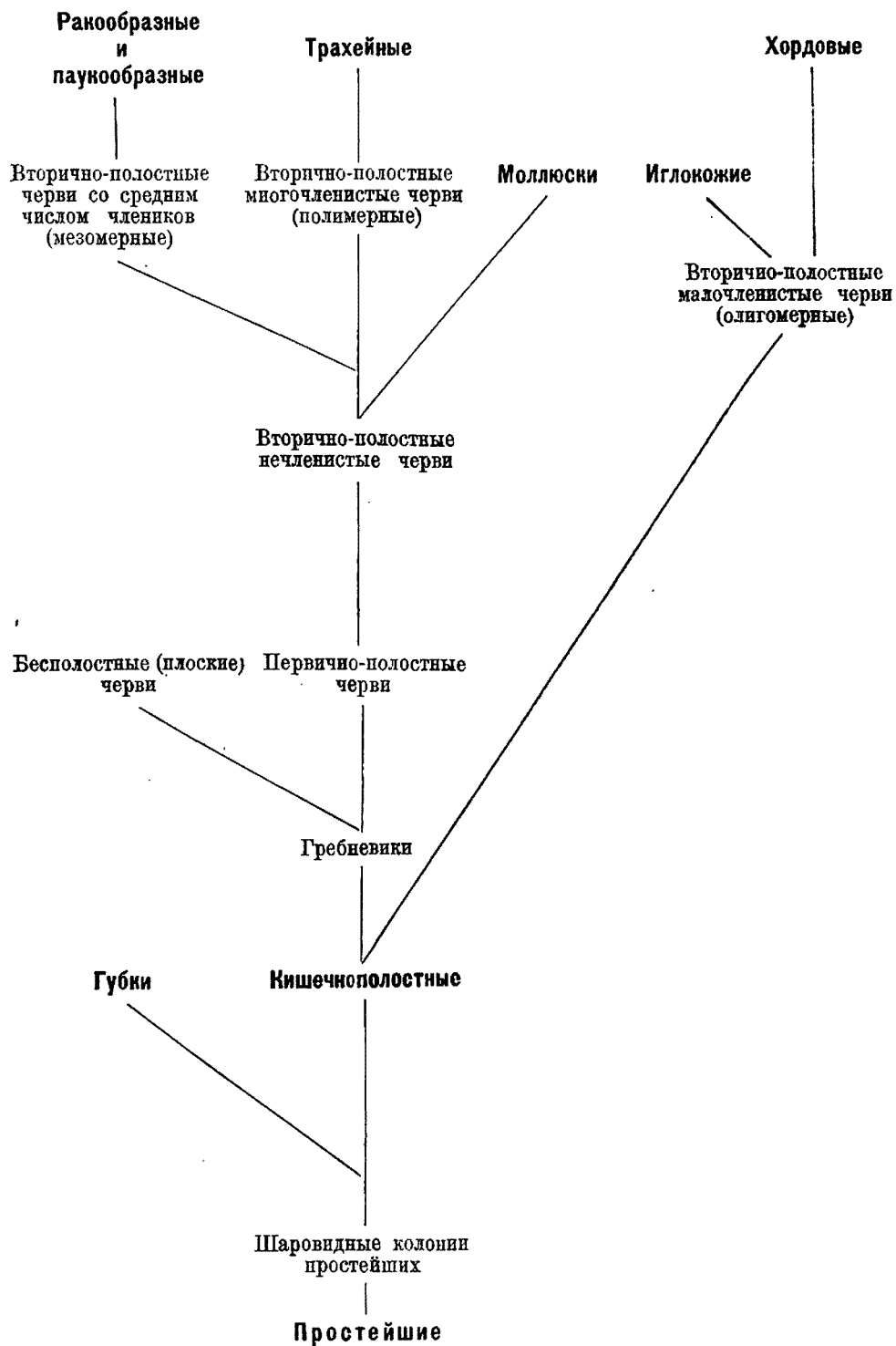
Они могли произойти от олигомерных, вторично-полостных, энтероцельных и вторично-ротовых червей в роде *Enteropneusta*, без превращения спинной стороны в брюшную. Кишечножаберные уже имеют в передней части тела спинную нервную трубку, зачаток хорды и жаберный аппарат. При этом надо допустить, что задняя метамера, образующая большую часть тела у кишечножаберных, разделилась на многочисленные сегменты, а передняя метамера, соответствующая головной лопасти других червей, наоборот, редуцировалась. Образование нервной трубки и хорды постепенно распространилось кзади, т. е. из области средней метамеры в заднюю, разбившуюся на ряд сегментов. Говоря вообще, подобные же олигомерные формы могли дать начало и иглокожим.

Восторжествует тот или другой взгляд, но все-таки черви, вероятно, окажутся исходной формой для позвоночных.

Таким образом, генеалогия рассмотренных нами главнейших форм *Metazoa* представляется в следующем виде. Древнейшими формами являются,

¹⁾ Даже защитники возможности возникновения нервной ткани не только насчет эктодермы, но и энтодермы (см. прим. стр. 127) допускают такую возможность только по отношению к кишечнополостным и в то же время кишечножаберным.

конечно, кишечнополостные, причем губки, вероятно, составляют побочную своеобразную ветвь, не давшую дальнейшего генеалогического потомства. Группа кишечнополостных, вероятно, близкая к современным гребневикам, с одной стороны перешла из форм свободно плавающих в формы ползающие, приобрела двурядную симметрию и дала начало плоским бесполостным червям, а с другой стороны иным путем эта группа дала начало трохофорообразным организмам, давшим начало первично-полостным червям и большинству вторично-полостных, а именно червям с более или менее значительным числом сегментов. Что касается до червей с малым числом сегментов, то возможно, что они произошли от сцифостомообразных кишечнополостных организмов. Многочленистые, или полимерные, черви дали начало трахейным, отличающимся от них, в сущности, признаками второстепенными. Весьма вероятно, что черви со средним числом сегментов, или мезомерные, дали начало ракообразным и паукообразным. Многие принимают, что те же высшие полимерные черви или же трохофорообразные организмы дали начало и хордовым, но по другому представлению — родоначальниками хордовых, а равно и иглокожих, являются вторично-полостные, но с малым числом члеников, иначе олигомерные, червеобразные организмы, а именно те из них, которые являются не только энтероцельными, но вторично-ротовыми. Генеалогия моллюсков совершенно темна, но можно думать, что предками их были также ичленистые вторично-полостные червеобразные организмы. Означенные филогенетические отношения могут быть выражены следующим образом:



ГЛАВА ПЯТАЯ.

ЯЙЦО, ЖИВЧИК, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ.

Размножение колониальных простейших и возникновение полового процесса. — Формы размножения. — Особенности полового процесса. — Живчик и его развитие. — Редукция хроматина в мужской клетке. — Редукция хроматина в яйце. — Значение редукции. — Проникновение живчика в яйцо. — Оплодотворение. — Искусственный партеногенез. — Мерогония. — Полиспермия. — Самооплодотворение, скрещивание, гибридизация и ее значение. — Телегония. — Ксеня. — Партеногенез. — Некоторые другие формы полового размножения.

Размножение
колониальных
простейших.

Для того, чтобы выяснить происхождение полового процесса, нам надо вернуться к колониям одноклеточных животных и их размножению. Возьмем колонию пресноводных жгутиконосцев *Pandorina morum*, состоящую из

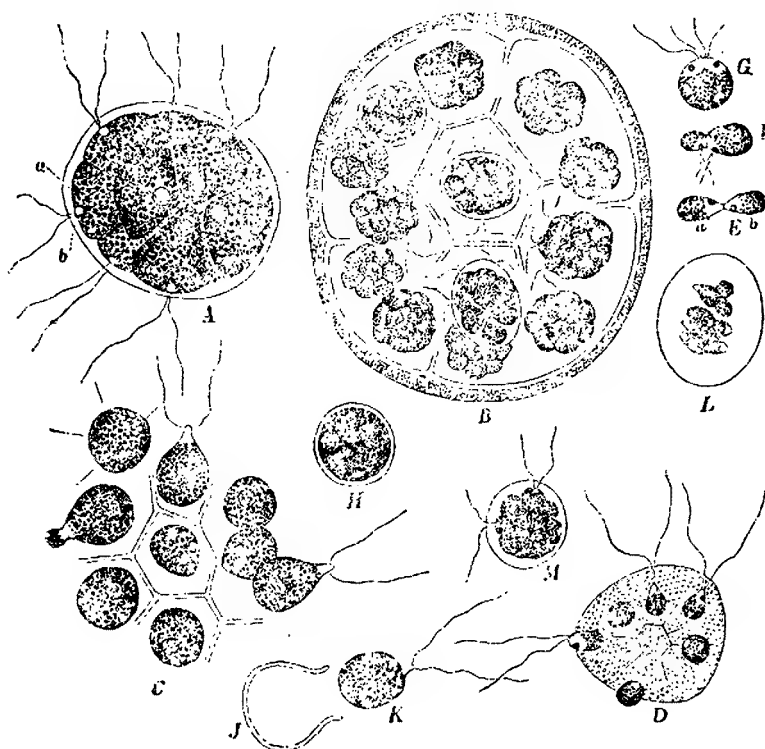


Рис. 268. *Pandorina morum*. А — колония из 16 клеток (а); б — жгуты; В — колония во время бесполого размножения; С и D — выход макро- и микрогамет из дочерних колоний; Е, F, G — копуляция зооспор; H — покоящаяся зигоспора; J — K — освобождение клеток из оболочки зигоспоры; L — образование колонии делением освободившейся из оболочки клетки. Из Варминга.

определенного числа, а именно 16, особей, заключенных в общий студень (рис. 268, А). Размножение такой колонии может идти двояким путем: бесполом и половым. В первом случае, который может быть приравнен агамогонии (стр. 117), размножение состоит в том, что каждая клетка колонии последовательным делением превращается в свою очередь в коло-

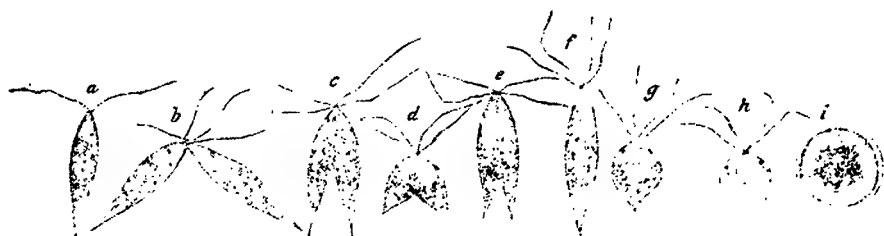


Рис. 269. Различные стадии копуляции жгутиконосца *Stephanosphaera pluvialis*. По Гиерониуму.

нию особей (рис. 268, В), и получается шар из 16 колоний, впоследствии расходящихся и получающих самостоятельность.

Половой способ размножения, который может быть приравнен гамогонии, сопровождается копуляцией и состоит в следующем. Снабженные жгутиками особи дочерних колоний, образовавшихся вышеописанным способом, расходятся по одиночке и ведут некоторое время самостоятельный образ жизни. В такой форме они носят название гамет, или зооспор. У некоторых жгутиконосцев, напр., *Stephanosphaera* (рис. 269), эти особи все совершенно сходны между собой по величине и форме. У *Pandorina* замечается уже различие между ними: одни — больше, другие — меньше. Затем особи, вероятно, различных колоний сходятся и копулируют; при этом, однако, иногда сливается боль-

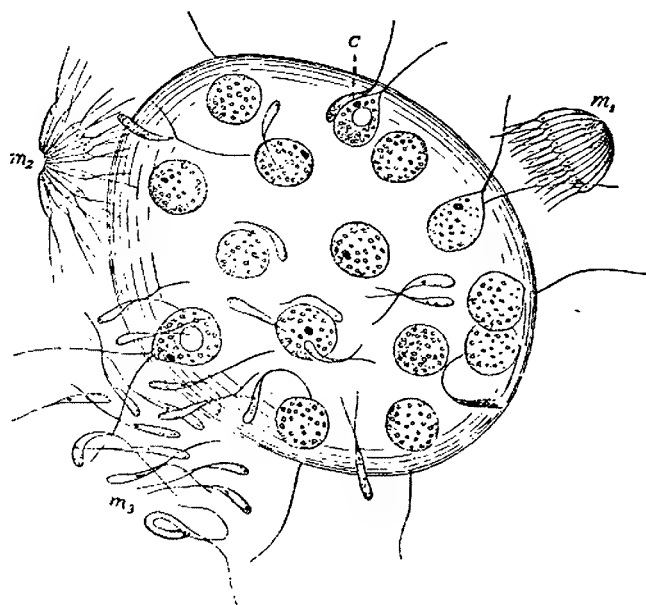


Рис. 270. Колония жгутиконосцев *Eudorina elegans* в период полового размножения. m_1 — пучек микрогамет; m_2 — пучек начинает распадаться; m_3 — изолированные микрогаметы; c — копуляция микрогаметы с макрогаметой. По Гебелю из Дюфлейна.

шая особь (макрогамета) с маленькой (микрогаметой), иногда две больших, иногда две маленьких. У *Eudorina* различие между макро-и микрогаметами по величине более резко, но как те, так и другие еще одинаково снабжены жгутами и одинаково подвижны (рис. 270), но копулирует уже всегда макрогамета (женская) с микрогаметой (мужской)¹⁾. Обычно после копуляции, образовавшаяся слиянием двух особей, клетка одевается оболочкой и в течение зимы остается в покое, представляя собой

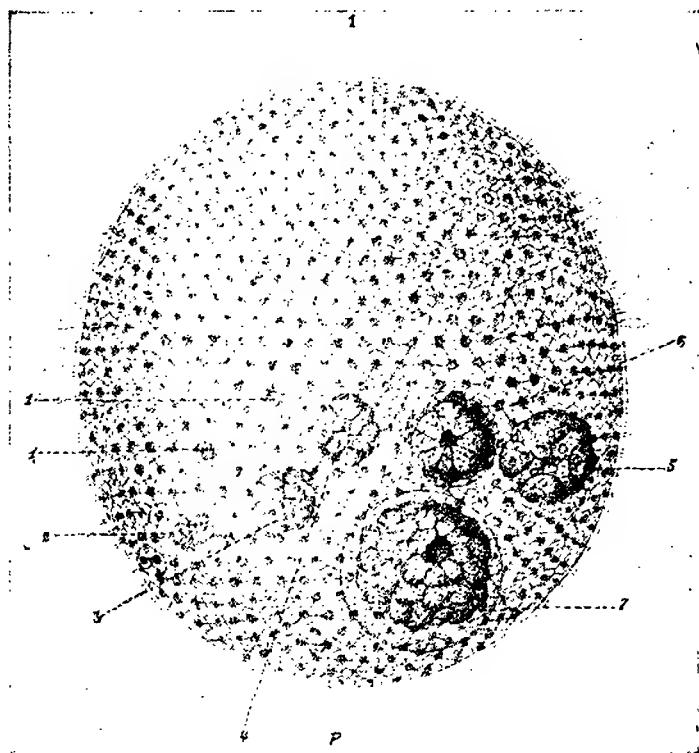


Рис. 271. Колония *Volvox globator*. Внутри ее (1—8) различные стадии развития партеогонидиев (в действительности столь различные стадии в одной колонии не встречаются); 1 — партеогонидий до деления; 2 — разделившийся на две клетки; 3 — разделившийся на четыре клетки; 4 — разделившийся на 8 клеток; 5—7 — дальнейшие стадии. По Клейну и Обертуру из Ланга.

так называемую покоящуюся спору (зигоспору). Весною находящаяся в оболочке клетка освобождается, плавает при помощи жгутов, а потом последовательным делением превращается в новую колонию.

Колония *Volvox* представляет нам еще шаг вперед. И у нее существует агамогония (рис. 271), при которой в колонии появляются на ее

¹⁾ Замечательно, что иногда у простейших совершенно одинаковые по виду гаметы, физиологически при копуляции ведут себя различно. Так у солнечника *Actinophrys sol* гаметы однородны, но при копуляции одна гамета (женская) держится пассивно, а другая (мужская) сливается с ней при помощи псевдоподий и переливается в нее. (Berg, 1921).

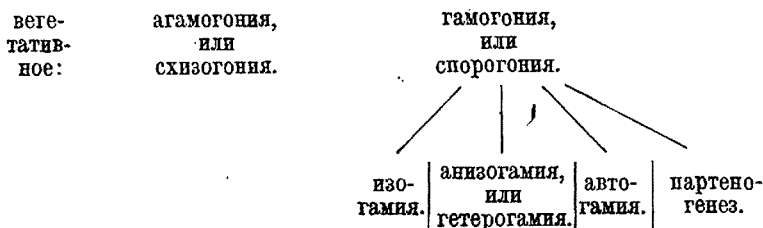
нижней полусфере несколько клеток более крупной величины, числом иногда более 30 (партеногонидии), но из них только 8 попадают внутрь материнской колонии и дают начало новым колониям, при чем прочие части материнской колонии умирают. При гамогонии (рис. 106) в колонии обособляются клетки, также попадающие внутрь ее и путем последовательного деления дающие начало каждой многим мелким жгутиконосцам — микрогаметам, или живчикам. У *Volvox aureus*, когда живчики удаляются из колонии, то появляются внутри колонии крупные, округлые клетки без жгутов, очевидно, богатые питательным материалом — макрогаметы, или яйца. Они оплодотворяются живчиками других колоний. У *Volvox globator* мужские и женские половые клетки созревают в разных колониях. Таким образом первый вид является гермафродитным, а второй — раздельнополым. Образовавшаяся копуляцией живчика и яйца клетка дает покоящуюся спору, которая падает на дно после смерти и разрушения колонии, обыкновенно зимует, а весной освобождается из оболочки и дает начало новой колонии, размножающейся уже путем образования партеногонидиев. Итак, колония жгутиконосцев является при гамогонии результатом соединения двух клеток, иногда одинаковых, или изогамии, иногда же различных по величине и форме, даже в некоторых случаях развивающихся на разных колониях, или анизогамии, иначе гетерогамии.

Сопоставим изложенные факты. Прежде всего мы видим у колониальных простейших две формы размножения: одну бесполоую, при которой колония получается делением одной клетки, другую — половую, при которой колония получается делением клетки, получившейся, в свою очередь, через копуляцию двух клеток: мужской и женской. По отношению к простейшим этот первый способ размножения мы сравнили с агамогонией, а второй — с гамогонией. Половое размножение Metazoa, очевидно, должно быть сравнено с гамогонией, тогда как аналога агамогонии у Metazoa мы покуда не находим. Мы уже знаем, что другая форма бесполого размножения — вегетативная, т. е. размножение почками (рис. 80), делением целого организма (рис. 152), и т. п. встречается и у Metazoa. Такому способу соответствовало бы размножение колонии *Volvox* через разделение колонии на две или более частей, но такого размножения у *Volvox* не наблюдается. При вегетативном размножении Metazoa новая особь получает обыкновенно (хотя не всегда) начало не от одной клетки, а от целого комплекса их, составлявшего прежде часть материнского организма. Сверх того мы увидим, что у Metazoa известны случаи, когда новый организм развивается девственно из одного только яйца без участия живчика. Такие случаи, носящие общее название партеногенеза, не следует, однако, как это делалось прежде, относить к бесполому размножению. На первый взгляд они кажутся тождественными с агамогонией простейших. На самом деле все случаи девственного размножения Metazoa произошли из полового, как его упрощение. Всего скорее с партеногенезом можно сравнить известные для паразита малярии (стр. 116) и др. случаи, когда гаметы (как макро—, так и микрогаметы) дают начало новым особям без копуляции (Siedlecki, 1899; Grassi, 1901;

Формы
размножения.

Schaudinn, 1902), а также выше описанный (стр. 113) процесс обновления ядра у инфузорий при депрессии, индистировании и в других случаях. Поэтому мы и различаем у простейших две главные формы размножения, половое и бесполое, при чем последнее может происходить как путем агамогонии, так и вегетативным, но также возможно девственное развитие гамет, или партеногенез. У Metazoa — тоже две формы размножения: половое и бесполое, но первое может происходить с оплодотворением — гамогенез, или амфимиксис, или без него — партеногенез, а второе весьма различными путями, но всецело сводящимися к вегетативному размножению (см. главу VIII). Возможно, как мы увидим, что и при бесполом размножении новая особь иногда развивается из одной клетки, но такой же, как и прочие соматические клетки, тогда как при половом развитии — эта единственная клетка, дающая начало новому поколению, является совершенно особой. Означенные отношения могут быть выражены следующим образом.

Размножение простейших.



Размножение многоклеточных.



Впоследствии мы увидим, что в сущности автогамия простейших, с которой мы в свое время познакомились (стр. 111), тоже очень близка к партеногенезу. Вернемся к половому размножению.

Особенности
полового про-
цесса.

Мы можем проследить, как копулирующие особи постепенно получают различия в величине и строении. Сначала это различие невелико и непостоянно, но потом оно является весьма определенным: женская клетка —

макрогамета, или яйцо (ovum) — крупнее и гораздо менее подвижна, ибо богаче питательным материалом — необходимым запасом для дальнейшего развития. Таково яйцо во всем животном царстве. Мужская клетка — микрогамета, или живчик (spermatozoon s. spermium) — чрезвычайно мала и подвижна, ибо беднее питательным материалом. Таковы живчики, или сперматозонды, иначе спермии, во всем животном царстве. Весь питательный запас, представляемый скоплением особого, богатого жиром вещества — желтка (vitellus), состоящего из мелких зернистостей, крупинок, пластинок и т. п., сосредоточен в яйце. Хотя и в клетках, дающих начало живчикам, тоже могут попадаться крупинки желтка, напр., при развитии живчиков лошадиной аскариды, по Брауэру (1893), но они малочисленны и потребляются клеткой во время превращения ее в живчика. В мужских и женских половых клетках замечается усиленное размножение пластоном (стр. 61). Не трудно видеть, почему только одна женская клетка является носителем питательного материала. Перегружение им, естественно, ведет к уменьшению или даже исчезновению подвижности клетки. Поэтому перегружение обеих половых клеток чрезвычайно уменьшило бы шансы встречи этих клеток. Наоборот, лишение подвижности одной половой клетки, при чем другая остается подвижной и ищетельной, — гораздо лучше обеспечивает их встречу, особенно, если принять во внимание, что при развитии живчиков одна клетка может дать начало весьма значительному числу их, ибо материала на развитие живчика затрачивается значительно менее, чем на развитие яйца. Итак, многочисленность и подвижность характерны для мужских клеток, неподвижность и перегружение питательным материалом характерны для женских. Другая особенность — это стремление к развитию мужских и женских половых клеток в различное время или у разных особей — тоже выражена у *Volvox*. Колонии одного вида его гермафродитны, но развитие мужских особей предшествует развитию женских. Такой гермафродитизм называется протерандрическим, а обратный ему, когда женские клетки развиваются ранее мужских, — протогиническим. Разновременность развития тех и других клеток и развитие их на разных особях, т. е. раздельнополость, устраняют возможность копуляции гамет одной и той же колонии, т. е. самооплодотворение, и влекут копуляцию гамет разных колоний, т. е. перекрестное оплодотворение. То же стремление к устранению самооплодотворения и к обеспечению скрещивания разных особей, заметно и у всех животных. Гермафродитизм вовсе не обязательно сопровождается самооплодотворением, ибо развитие мужских и женских продуктов происходит обыкновенно в разное время, и чаще всего сначала развиваются мужские продукты. Самооплодотворение в виде исключения, однако, существует, как увидим ниже, но чаще всего имеет место там, где приходится природе как-бы делать выбор между невозможностью оплодотворения и самооплодотворением. Третья особенность, которая вытекает из изложенных фактов, это появление процесса умирания части колонии в связи с обособлением клеток, предназначенных для размножения. У *Volvox* — только агаметы (партеногонидии) и гаметы дают начало следующему поколению, а осталь-

ные — погибают. Таким образом, *Volvox*, подобно всем *Metazoa*, представляет разделение своих клеток на две группы: клетки, предназначенные для размножения тем или другим путем, и клетки тела, или соматические. Первые предназначены для дальнейшей жизни, вторые — для смерти. Они являются лишь только носителями первых и, выкормив их, погибают. Все наши усилия могут только продлить существование соматических клеток, но не могут остановить их гибели. Таким образом, обособление половых клеток сопровождается появлением процесса смерти (стр. 119). Половые клетки называют или непосредственно в тканях животного (у *Radiata*), или в стенках вторичной полости тела, или, наконец, в особых органах — гонадах: семенниках (*testes*) и яичниках (*ovaria*) или даже в гермафродитных гонадах (стр. 230). Посмотрим сначала, как устроен и как созревает сперматозоид.

Величина сперматозоидов различна, она в зависимости от их многочисленности по большей части не велика, хотя, напр., у *Surgis* из низших ракообразных (*Ostracoda*) длина живчика в несколько раз превышает длину тела животного.

Живчик.

Формы сперматозоидов чрезвычайно разнообразны. Для нас важно отметить существование таких форм, которые представляют собой типичную клетку с ядром, иногда способную к амебоидному движению, как напр. у круглых глист и низших ракообразных, иногда снабженную малоподвижными отростками, как у многих ракообразных (рис. 272). Однако все эти формы живчиков представляют собой, несмотря на кажущуюся простоту, изменение основной типичной формы, построенной по типу жгутиконосцев, вероятных предков *Metazoa*. Малоподвижные сперматозоиды переносятся к яйцу пассивно движением жидкости, в которой они находятся, а активнодвигающиеся добираются до него. Громадное большинство сперматозоидов снабжено жгутом, являющимся, как и у жгутиконосцев, органом движения ¹⁾. Подвижность живчиков вообще может быть увеличена. Давно еще Келликер наблюдал, что выделения предстательной железы самца усиливают подвижность живчиков у млекопитающих. С тех пор указано на целый ряд веществ, происходящих не из организма, но имеющих то же влияние, как, напр., слабый раствор поваренной соли для живчиков лягушки или едкого кали для живчиков моллюсков и др. Живчики некоторых ракообразных, имеющие вид клеток, снабженных малоподвижными отростками, под влиянием 3% раствора морской или поваренной соли и 10% раствора сахара, обнаруживают способность к более энергичному изменению формы длинных жгутов (рис. 273) (*Zacharias*, 1884). То же самое замечено и при действии других веществ. Калийная селитра в 1% растворе вызывает у ракообраз-

¹⁾ Во всяком случае нельзя отрицать за формой живчиков и некоторого генетического значения. Так большинству позвоночных свойственны живчики с длинной, заостренной, спирально извитой головкой, но среди млекопитающих эта форма сохраняется лишь у некоторых низших представителей, напр., у эхидны из яйцеродных и манголина (*Manis javanica*) из неполнозубых (*Antony et Champy*, 1921).

ных втягивание отростков, а при 10% — вытягивание (Кольцов, 1903). Выступление амебоидных отростков и видоизменение их в жгуты наблюдалось и на сперматозоидах круглых глист под влиянием фосфатов, поварен-

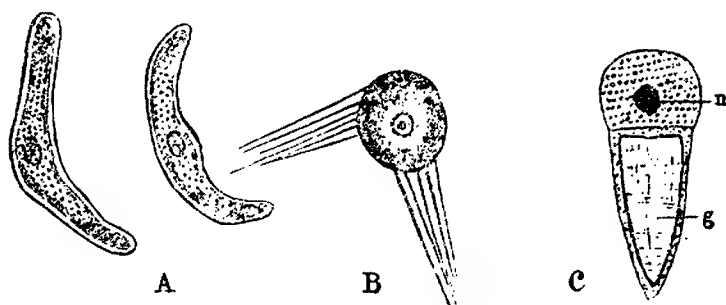


Рис. 272. Живчики различных животных. А — рачка *Moina paradoxa*; В — рачка *Moina rectirostris*; С — лошадиной аскариды (*Ascaris megalocephala*); n — ядро; g — особое тельце. А и В по Вейсману, С — по Ван-Бенедену.

ной соли, соков самого животного (Marcus, 1909), а также наблюдались, как мы видели, аналогичные изменения и на многих амебообразных организмах и клетках (стр. 35) ¹⁾. Эти опыты с одной стороны наглядно

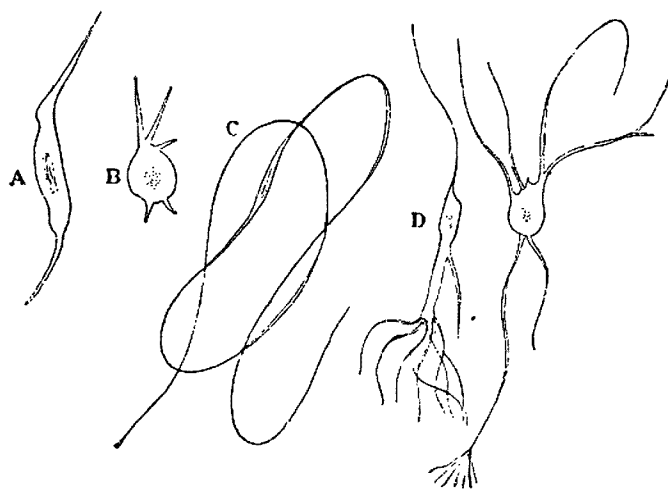


Рис. 273. А и В — нормальные живчики ракообразного *Polyphemus pediculus*; С — живчик в сахарном растворе (10%); D — живчики в растворе морской соли (3%). По Цахариасу из Лаббе.

доказывают нам еще раз, что между жгутом и псевдоподией нет существенного различия, с другой — что малоподвижные живчики под влиянием некоторых веществ, выделяемых придаточными железами самца или

¹⁾ Незрелая сперма морской звезды делается подвижной от прибавления эфира, аммиака, некоторых солей и экстракта яиц морского ежа.

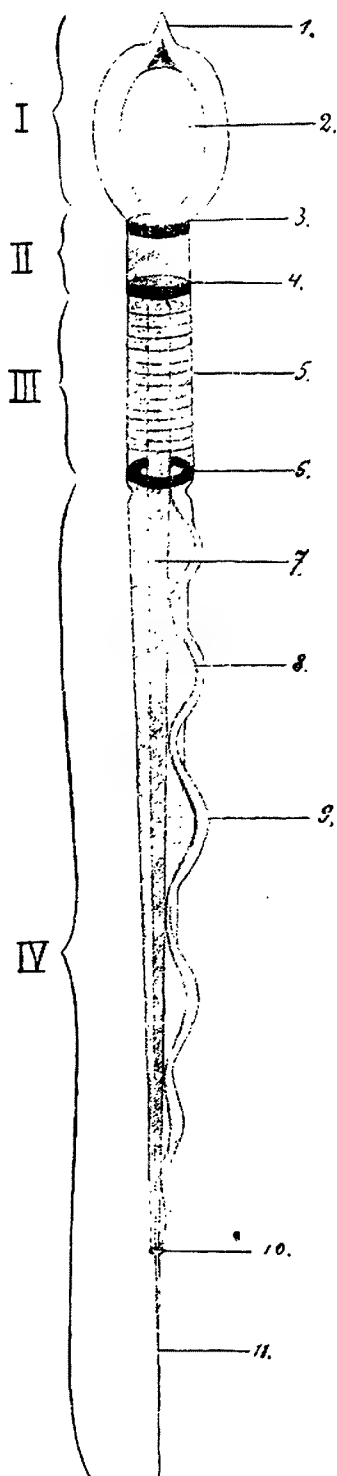


Рис. 274. Схема живчика: I—головка; II—шейка; III—соединительная часть; IV—хвостик; 1—перфораторий, поддерживаемый особым тельцем, прилежащим к ядру; 2—ядро; 3 и 4—два участка центрозома; 5—спиральная; опорная нить; 6—центрозома; 7—осевая опорная нить; 8—краевая опорная нить, поддерживающая волнистую оторочку хвостика; 10—центрозома; 11—обнаженная часть осевой нити. По Вальдейеру с изменениями.

самки, могут увеличивать подвижность. Рассмотрим схему строения живчика (рис. 274), составленную главным образом на основании исследований Балловитца (Ballowitz, 1868, 1890, 1891). Большинство жгутиконосных живчиков состоит из трех главных частей: головки, шейки, промежуточной, или соединительной

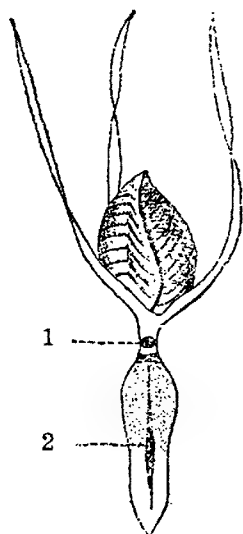


Рис. 275. Живчик *Galathea squamifera*. Головка с опорными нитями и шейка с отростками. 1—передний участок центрозома; 2—задний ее участок, лежащий в хвосте. Светлая часть хвоста представляет хитиновую капсулу. По Кольцову.

части и хвостика. Головка, снабженная на переднем конце коническим заострением (1), содержит в себе ядро (2) с равномерно в виде плотной массы расположенным хроматином. В зависимости от формы головки, ядро это может быть иногда чрезвычайно вытянуто. Острие, или перфораторий, внутри которого находится сильно красящееся и прилежащее к ядру внутреннее тельце, служит для

прикрепления живчика к яйцу при начале оплодотворения и помогает проникновению его в яйцо. Шейка содержит в себе центрозому, которая обыкновенно является поделенной на два отдела: передний и задний, разделенные промежуточной прослойкой (3 и 4). В соединительной части живчика наблюдается спиральная опорная нить, идущая в наружном слое живчика (5), а внутри этой части берет начало осевая опорная нить (7), тянущаяся до заднего конца живчика. Затем на границе между шейкой и хвостиком лежит кольцо (6), тоже центрозомного происхождения, как увидим ниже. Хвостик содержит вышеупомянутую осевую нить (7), которая является обнаженной на своем конце, представляющем конечную часть живчика (11).

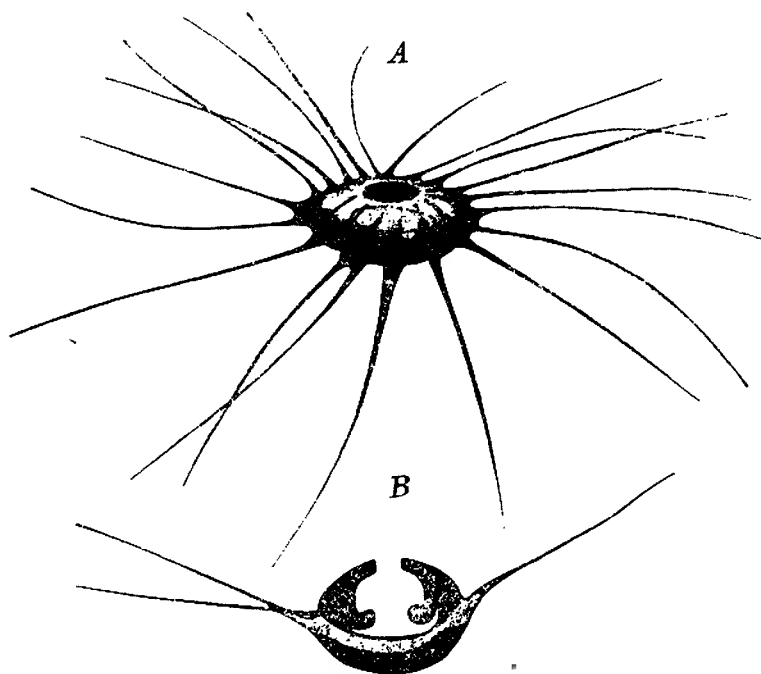


Рис. 276. Живчики речного рака. А — целиком, В — в разрезе. По Герману.

Весьма часто на одной стороне хвостика, которую можно приравнять спинной стороне, находится оторочка, или волнистая перепонка, по краю которой проходит другая краевая, тоже опорная нить (8), более длинная, чем первая, почему край оторочки и является волнистым. Оторочка, очевидно, служит для увеличения поверхности хвостика, представляющего главный орган движения, и функционирует по тому же принципу, по которому работают, вообще, все непарные плавники, при чем подвижность хвостика обусловлена сокращением не упомянутых нитей, как думали ранее, а облегающей их протоплазмы.

Иногда эта схема может осложняться, иногда упрощаться и нередко видоизменяется. Совершенно своеобразными, напр., являются живчики десятиногих раков (рис. 275), у которых при сильно развитой головке шейка снабжена отростками, а хвост, облеченный хитиновой капсулой на конце, содержит сильно разросшийся задний участок центрозома. Спиральная нить,

хвостовые нити и т. п. образования представляют собой опорные элементы живчика, и у десятиногих раков эти элементы особенно сильно развиты как в шейке и ее отростках, так и в других частях живчика (Кольцов, 1903 и 1905). У речного рака (рис. 276) живчики имеют форму чашки с венчиком отростков. У многих моллюсков из Prosobranchia встречаются рядом с обыкновенными особые (атипичные), более крупные червеобразные живчики, но они или имеют лишь остатки ядра, или лишены ядра вовсе (Siebold, 1836; Leydig, 1850) и, вообще, если проникают в яйцо, то обыкновенно выталкиваются им и к оплодотворению неспособны (Кушакевич, 1912). Атипичные живчики встречаются и у бабочек, и притом в том же

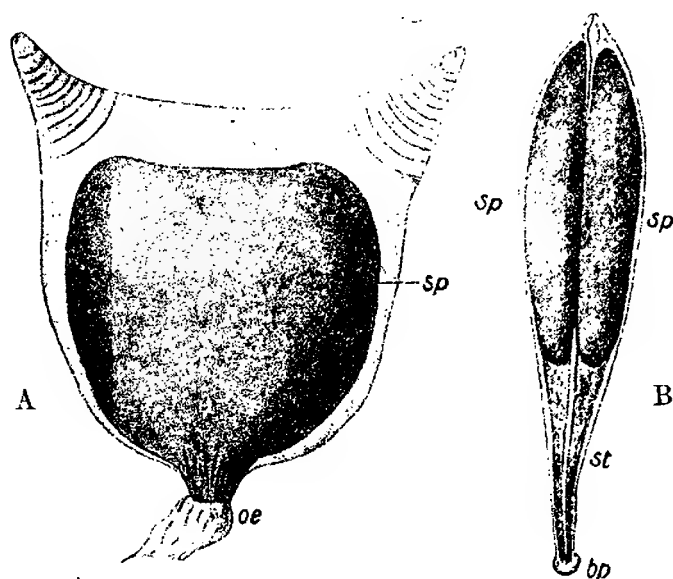


Рис. 277. Сперматофоры пьавок. А — *Trachelobdella punctata*; В — *Glossosiphonia complanata*. Sp — сперма; oe — отверстие для выхода живчиков; st — стебелек; bp — его расширение, которым сперматофор прикрепляется. По Брумпу.

числе, как и нормальные (Meves, 1903). Гольдшмидт (1920) наблюдал их в эксплантированных семенниках (стр. 156) бабочек, если эксплантация была произведена зимой, а также в семенниках трансплантированных в тело кастрированных женских гусениц и в других случаях ¹⁾.

Отметим, что живчики очень часто представляют аномальные формы. У человека встречаются, напр., гигантские и карликовые живчики; живчики с одной головкой, но с двумя или более хвостиками; живчики с одним или многими хвостиками и двумя или более головками, а также и другие уклоняющиеся формы (Broman, 1902). У многих животных сперматозоиды слагаются в особые пакеты, одетые иногда весьма сложно устроенными обо-

¹⁾ У других животных, как, напр., у колорадок, нахождение безъядерных живчиков имеет совершенно иное значение, связанное с определением пола (см. главу VI).

лочками, выделяемыми придаточными железами половых путей (рис. 277). Пакеты эти, называемые сперматофорами, могут иметь весьма разнообразную форму. В них живчики переносятся в половые органы самки, где и оплодотворяются через разрыв оболочки или иначе.

Живчики развиваются из особых клеток, носящих название сперматидов. В настоящее время, особенно благодаря ряду работ Мевеса (Meves, 1896, 1897) и др., прослежено превращение сперматиды в сперматозоид весьма обстоятельно, и, благодаря этому, мы знаем морфологическое значение отдельных частей живчика. В сперматиде саламандры (рис. 278) кроме его ядра имеется центрозома. Часть центросферы обособляется и последовательно перемещается на передний конец сперматиды, выходит на его поверхность и образует острие головки (А, В). Затем центрозома делится

Развитие
живчиков.

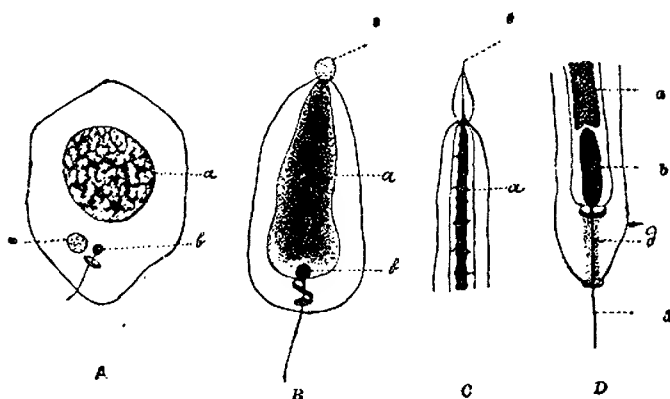


Рис. 278. Развитие сперматиды в живчик у *Salamandra maculosa*. А и В — две последовательных стадии; С — передний, D — задний конец развивающегося живчика, s — обособившаяся часть центросферы; а — ядро; b — центрозома; d — осевая нить (см. текст). По Герману и Мевесу.

на две части: шаровидную и кольцевидную (А). Шаровидная часть временно внедряется в заднюю часть ядра (В), которое начинает удлиняться и сгущать свой хроматин (С). Впоследствии передний участок ложится в шейке и образует ее центрозомные части, а задний — кольцевидный — в соединительной части. В связи с передней частью центрозома развивается в протоплазме клетки нить и весьма скоро выставляется другим концом из клетки наружу (В). Она представляет собой будущую осевую нить хвостика (D). Протоплазма клетки обростает постепенно осевую нить, оставляя свободной лишь ее конечную часть, и при этом некоторыми иногда описывается еще будто бы центрозомного происхождения кольцо (рис. 274, 278), лежащее на границе между передней (облеченной протоплазмой) и задней (конечной и обнаженной) частью осевой нити (D). Краевая нить обособляется от осевой. Что касается оторочки, то по одним она плазматическая, а по другим (Мевес) образована из вещества осевой нити. Таким образом, живчик, несмотря на его своеобразную форму, представляет несколько

видоизмененную клетку с ее главными составными частями: протоплазмой, ядром и centrosомой.

Редукция

мужского хро-
матина.

Ядро живчика является более или менее однородным, но, войдя в яйцо при оплодотворении, оно образует определенное число хромосом. При этом замечено, что это число хромосом обыкновенно в два раза менее числа хромосом, характерного для клеток тела данного вида и более или менее постоянного (стр. 93).

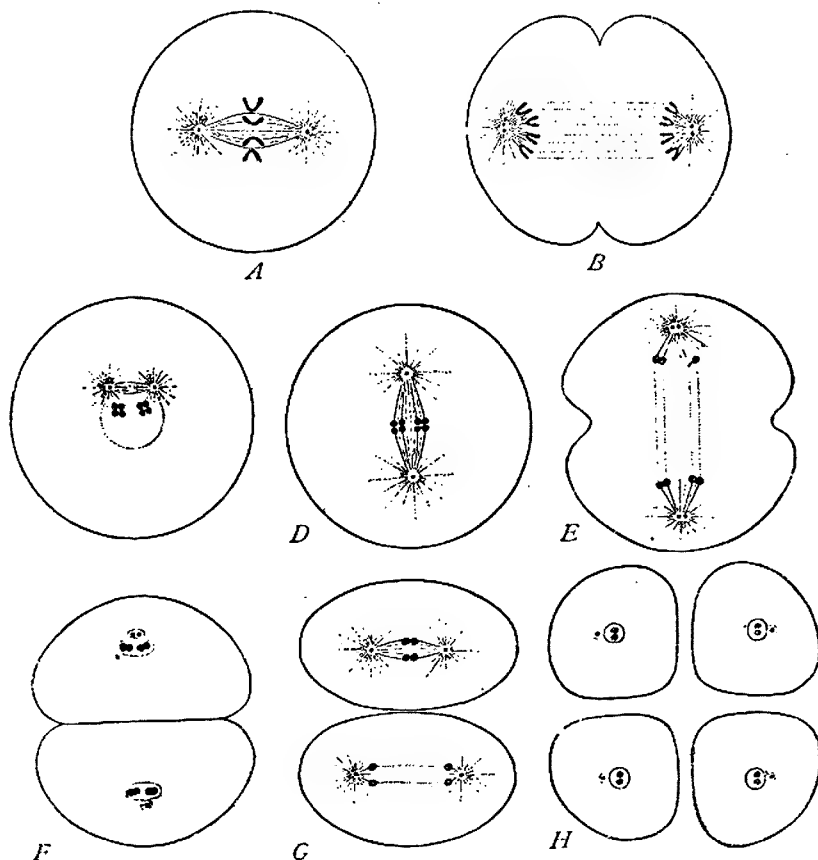


Рис. 279. Схема редукции хроматина при 4 хромосомах в соматических клетках. А, В — деление сперматогониев; D, E, F — деление сперматоцитов первого порядка; G, H — деление сперматоцитов второго порядка. По Уильсону.

То обстоятельство, что живчик, а равно и готовое к оплодотворению яйцо имеют вдвое меньшее число хромосом, чем клетки тела или соматические, весьма важно потому, что при последующем соединении хромосом яйца и живчика во время оплодотворения число их снова удвоится, т. е. достигнет нормы. Если соматические клетки имели 4 хромосомы, как у одной разновидности лошадиной аскариды (*Ascaris megaloccephala* var. *bivalens*), то живчик и яйцо будут иметь по две хромосомы, а оплодотворенное яйцо, которого ядро образуется через соединение хроматиновых элементов яйца и живчика, снова 4 хромосомы, а, следовательно, и все клетки, образующие

тело зародыша, развившегося из этого яйца через его деление, будут иметь, как и клетки тела его родителей, 4 хромозомы. Это уменьшение числа хромозом в половых клетках зависит от процесса редукции хроматина (стр. 109). Посмотрим, как происходит редукция хроматина в мужских половых клетках лошадиной аскариды (Hertwig, 1890; Brauer, 1893; Boveri, 1892, и др.).

Семенник этой последней представляет одну многократно извитую трубку, тогда как яичники представлены двумя такими же трубками, (рис. 155), но в то время, как женские органы открываются общим отверстием на брюшной стороне в средней части тела, мужские открываются на заднем конце его. В семенной трубке, начиная от его слепого конца, можно различить три зоны: зону зачатковую, зону роста и зону созревания. В зачатковой зоне половые клетки, носящие название сперматогониев, размножаются делением, при котором формируются, как и в соматических клетках, четыре хромозомы, и каждая из них расщепляется вдоль, так что число хромозом в дочерних клетках остается то же, что и в материнской (рис. 279, А и В). В зоне роста происходит увеличение объема половых клеток, образовавшихся делением сперматогониев, с отложением в них крупинок желтка. Выросши до известного предела, они получают название сперматоцитов 1-го порядка, которые последовательным двукратным делением разделяются сначала на две части и дают сперматоцитов 2-го порядка, а потом еще на две и дают всего в общем четыре сперматиды, а каждый сперматид, как мы знаем, превращается в сперматозоид. Перед делением сперматоцитов первого порядка мы видим не 4, а только две хромозомы. Происходит это вследствие временного продольного слияния каждой отцовской хромозомы с гомологичной ей женской, напоминающего конъюгацию и получившего название синапсиса (см. ниже). Это уменьшение числа хромозом вследствие синапсиса получило название псевдоредукции. За этим следует опять разъединение отцовских и материнских хромозом, но они по разъединении не расходятся, а остаются рядом лежащими, и сверх того каждая из обособившихся хромозом расщепляется еще вдоль, так что вместо двух хромозом стадии синапсиса образуется две четверных группы, или две тетрады. Таким образом, каждая хромосома дважды разделяется вдоль, т.-е. проходит два непосредственно одно за другим следующих деления: первое редукционное или настоящее редукционное, во время которого происходит разъединение отцовских и материнских хромозом, и второе редукционное, или эквационное (уравнительное), во время которого происходит простое расщепление хромозом, необходимое для пополнения их числа при последующих делениях половых клеток, подготовленных этими двумя делениями хромозом. При первом делении сперматоцитов каждая дочерняя клетка, т.-е. сперматоцит 2-го порядка, получает от каждой тетрады лишь по два ее участка, т.-е. двойную группу, или диаду, при чем осуществимы все возможные комбинации в смысле распределения отцовских и материнских хромозом между дочерними клетками, т.-е. каждая клетка, получая полную гарнитуру хромозом, может получить обе отцовские или обе материнские, или одну отцовскую и одну материнскую. Чем больше число хро-

мозом в половых клетках животного, тем больше возможных комбинаций (см. ниже). Таким образом в каждом сперматоците 2-го порядка будет по две диады (рис. 283, F). При обычном делении клеток за делением следует стадия покоя, когда ядро принимает обычное строение, а при развитии живчиков за первым делением непосредственно следует деление сперматоцитов 2-го порядка. Каждая дочерняя клетка, т.-е. сперматид, получает при этом от каждой диады лишь по одному ее участку (рис. 279, G и H). Следовательно, в сперматиде, а равно и в образующемся из него живчике будет всего 2 хромозомы. Самая последовательность поколений мужских половых клеток аскариды наглядно изображается прилагаемой схемой (рис. 280).

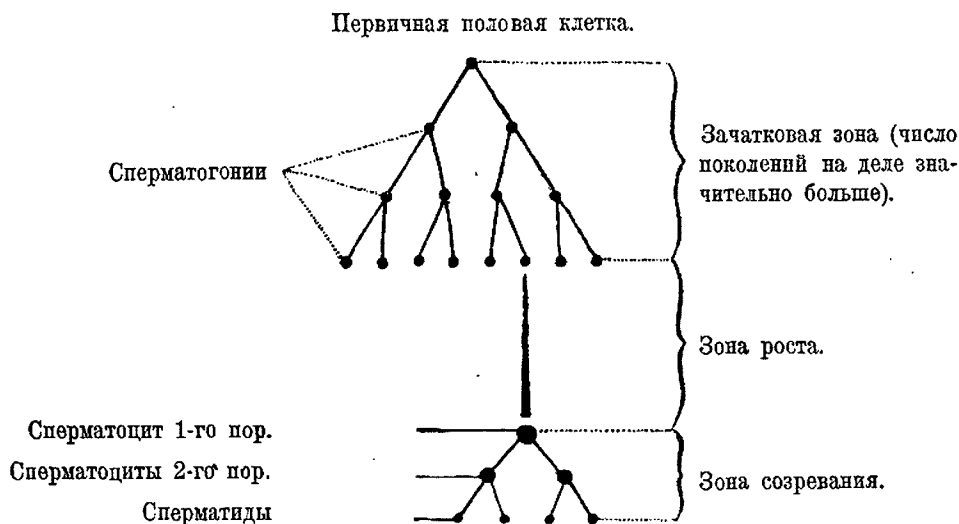


Рис. 280. Схема образования сперматидов у *Ascaris megalocephala*. По Бовери из Берга.

Синапсис.

Такое четверное расположение участков разделившейся хромозомы, или появление тетрад, наблюдается не только у аскариды, но и в других случаях редукции хроматина¹⁾. Отметим, что форма тетрад весьма разнообразна. Нередко образующиеся неполным разделением хромозомы остаются временно в связи друг с другом или попарно, образуя таким образом петлеобразные диады, или по четыре, образуя тетрады в виде замкнутого кольца или креста (при рассматривании в ракурсе), но все эти особенности не влияют на сущность процесса. Первоначально Вейсман представлял процесс редукции происходящим таким образом, что при первом редукционном делении хромозомы делятся вдоль, как и вообще при делении клетки, а при втором — расходятся отдельные хромозомы, не подвергаясь делению, что и ведет к уменьшению их числа в дочерних клетках. Вейсман при этом допускал, что первое деление — эквационное, а второе деление есть настоящее редукционное, ибо при этом каждая дочерняя клетка получает лишь половину всех хромосом и притом иного свойства. Потом стали принимать, что настоящая редукция происходит при поперечном делении хромосом.

¹⁾ Четверные группы наблюдались при делении клеток различных тканей амфибий (Della-Valle, 1907), в печеночных клетках моллюсков (Попов, 1908), и их появление может быть вызвано искусственно действием эфира в начальных стадиях развития яиц бесполок ракообразных (Schiller, 1908).

Поэтому весьма существенным является вопрос, как образуются означенные тетрады.

По Брауэру и Бовери у аскариды тетрады образуются повторным продольным расщеплением хромозом (рис. 281, А), оказавшихся в вдвое меньшем числе (две вместо четырех соматических). Каждая хромера, из которой образованы хромозомы, разделяется при этом на четыре части. То же самое описывается, напр., для одной нематоды, живущей в плавательном пузыре рыб (*Ancyrocanthus cysticola*) (Mulson, 1912). В других случаях описывается образование тетрад через одно продольное и одно поперечное деление хромозом (рис. 281, В), но, на основании нижеположенных теоретических соображений, поперечное деление хромозом надо считать вообще мало вероятным. Возможно, что расщепившиеся вдоль хромозомы остаются некоторое время связанными своими концами, и окончательное их разделение может быть принято за поперечное деление одной длинной хромозомы. Возможно, впрочем, изменение порядка делений. Мы видели, что обыкновенно редукционное деление предшествует эквационному (Schreiner, Maréchal, 1906), но в некоторых случаях, как, напр., у кузнечика *Phrynotettix*, у которого конъюгируют хромозомы неравной величины (Wenrich, 1916), первое деление хромозом есть простое расщепление, следов. носит эквационный характер, а второе представляет разъединение отцовских и материнских хромозом, следов. является редукционным.

Временному слиянию хромозом в настоящее время придается особо важное значение, особенно американскими исследователями (Montgomery, 1901, и др.), и оно было исследовано целым рядом наблюдателей (Sutton, 1902, 1903; McClung, 1901), но вызывает различные толкования.

Давно была описана в половых клетках стадия, во время которой хроматин собирается в виде плотного клубка около одной стороны ядра, именно той, где лежит центрозома (рис. 282; 1—4), и которую Мур (Moore, 1896) называл синанспсом (*synapsis*). Затем следует стадия «букета», во время которой уже более рыхлолежащие петли хроматина обращены своими концами к одному полюсу ядра (рис. 282; 5—8). Букету может предшествовать стадия образования анастомоз между хромозомами, во время которой последние могут быть индивидуально не отличимы. В результате этих изменений число хромозом оказывается уменьшенным вдвое путем псевдоредукции, при чем происходит параллельное соединение хромозом по две, т. е. их конъюгация (рис. 283), во время которой, согласно предположению Монتماгери, соединяются попарно хромозомы, унаследованные от отца, с унаследованными от матери, а так как хромозомы неодинаковы по природе (стр. 95), то соединяются соответственные, или гомологичные, хромозомы отца и матери (стр. 288).

По первоначальному предположению Бовери, между конъюгирующими хромозомами происходит обмен частицами хроматина, как и при конъюгации инфузорий, но последующее исследование показало, что обмен этот происходит целыми участками хромозом. Во время синанспса хромозомы могут перекрещиваться, на что обратили внимание Бэтсон и Пейнет (Bateson a. Punnet, 1911) (рис. 283), и при расхождении обмениваться своими частями. Хромозома отцовская получает половину материнской и наоборот. А так как перекрещивание может происходить дважды на своем протяжении, как это мы видим, напр., у саламандры *Batrachoseps* или у кузнечика *Phrynotettix* (Wenrich, 1916) и как это можем заметить даже на рисунках прежних исследователей, то хромозомы могут обмениваться участками и иначе: отцовская может, напр., получить целиком материнскую

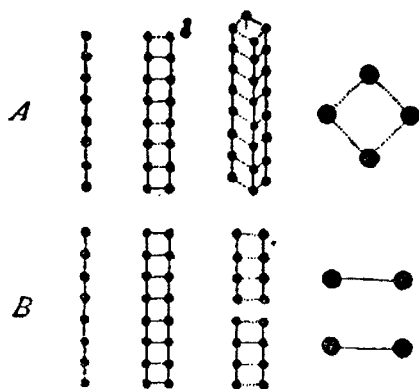


Рис. 281. Схема образования четверных групп. А — у аскариды: хромозома дважды делится вдоль, при чем число хромер в каждой хромозоме остается то же; В — у веслоногих рачков по Рюккерт: за продольным делением хромозомы следует ее поперечное деление, и число хромер поэтому в каждой дочерней хромозоме вдвое меньше.

двумя перекрестками среднюю часть материнской и наоборот. Наконец, процесс может осложняться еще более, если к моменту расхождения каждая конъюгирующая хромосома расщепится вдоль, подготовляя таким образом эквацонное деление, и если в процессе обмена примут участие те или другие части расщепившихся хромосом. А так как хромосомы являются носителями наследственных свойств, то все эти перетасовки неизбежно должны отражаться и на таковых потомства (см. ниже). Наконец, возможно допустить и химическое воздействие одной хромосомы на другую при конъюгации. Таким образом, вместо, положим, четырех хромосом получаются две, которые получают характерное укорачи-

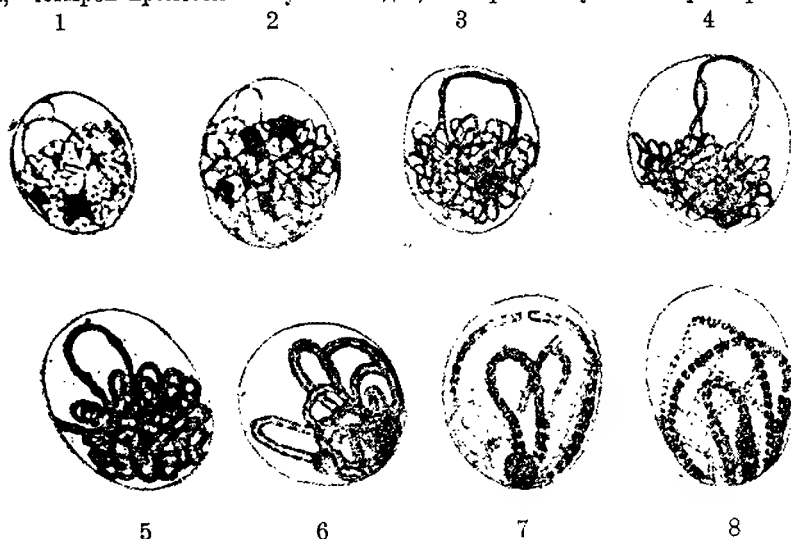


Рис. 282. Восемь последовательных стадий синapsиса в ядрах сперматочитов у печеночного двурута — *Fasciola (Distomum) hepatica*. Из Гольдшмидта по Шелленбергу.

вание и образуют потом каждая одну тетраду. Во время этого процесса мужская и женская половинки хромосомы опять разделяются и в то же время каждая расщепляется вдоль (рис. 283). Описывавшаяся преимущественно у растений конъюгация соответствующих отцовских и материнских хромосом не продольно, а концами считается маловероятной на основании нижеизлагаемых теоретических соображений, но начало процесса продольного соединения, если оно идет с одного конца, как, напр., у саламандры *Batrachoseps* (Fansens, 1905), может быть принято за слияние концами.

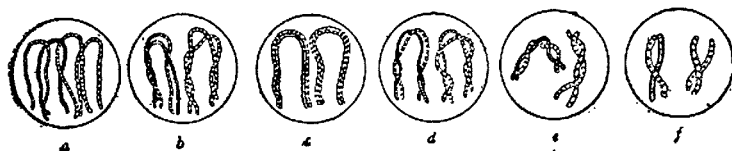


Рис. 283. Схема образования тетрад при синapsисе: а — четыре хромосомы; б, с — четыре хромосомы конъюгируют попарно, ложась параллельно одна другой; д — ф — хромосомы расходятся, укорачиваются и образуют две двойных хромосомы, дающие потом расщепление вдоль тетрады. Из Гольдшмидта по Грегуару.

Предположение, что при делении сперматочитов первого порядка распределение отцовских и материнских хромосом представляет всевозможные комбинации, не только вытекает из априорных соображений, но и имеет фактическую основу. У кузнечика *Tremetopsis suffusa*, по наблюдениям мисс Каротерс (Carothers, 1917), в половых клетках двоякого рода хромосомы: одни — прямые палочковидные, другие — в виде буквы Т. Ахроматиновые волокна прикрепляются у первых к самому концу хромосомы, а у вторых — несильно отступая от конца. При редукционном делении число тех и других в дочерних клетках варьирует, и хотя каждая клетка содержит полную гарнитуру хромосом, но попадаю в клетку то одни, то другие хромосомы.

Обратимся теперь к яйцу. Яйцо при созревании у большинства Metazoa Питание яйца. окружается слоем клеток, образующих кругом него обкладку, или фолликулу, и называемых фолликулярными. Но такого слоя может и не быть. Так как яйцо нуждается в значительном запасе питательного вещества, или желтка, то созревание яйца по большей части сопровождается его усиленным питанием, каковое происходит различными путями.

Самая простая форма такого питания — поедание соседних же яйцевых клеток, но более слабых и отставших в развитии — наблюдается, напр., у гидроидных полипов¹⁾, а также у червей. У *Dinophilus* я наблюдал (1894), что яйцо часто имеет неправильную форму, иногда имеет явственные отростки, которыми оно захватывает соседние мелкие яйца (рис. 284) и переваривает их, при чем их ядра, обладающие вообще способностью противостоять действию переваривающих соков, иногда долгое время сохраняются в плазме яйца непереваренными (рис. 284, D). У кольчатого червя *Orbigo trocha puerilis* (Kogschelt, 1893) каждое яйцо соединяется с другой яйцевой

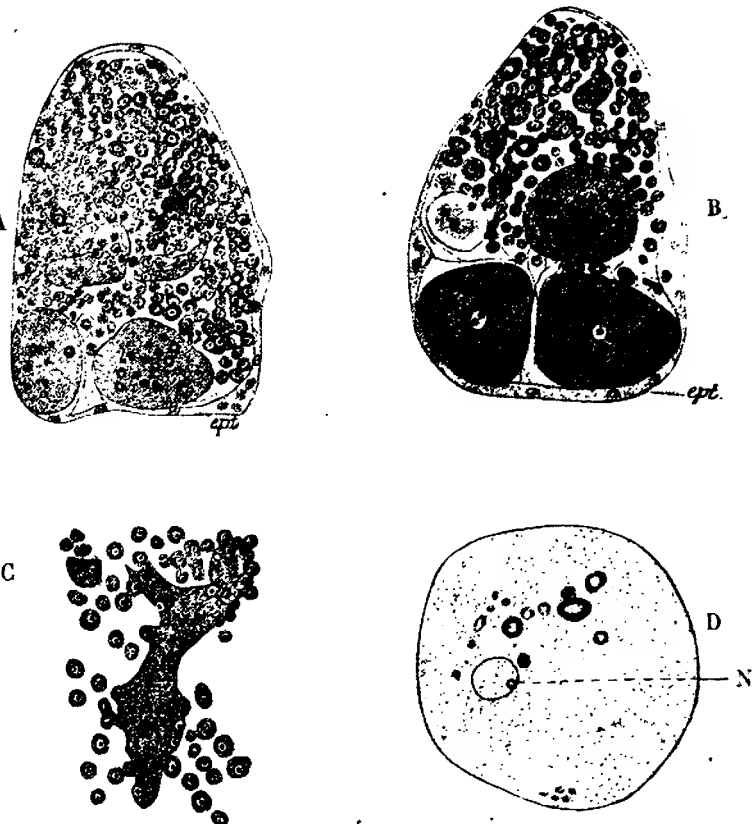


Рис. 284. А и В. Два разреза яичника беломорского червя *Dinophilus*. Видно по несколько более крупных яиц, захвативших мелкие яйцевые клетки. ерт — эпителий яичника. С — молодое яйцо из яичника того же животного, захватывающее псевдоподиями соседние мелкие яйцевые клетки. D — более зрелое яйцо того же животного. Внутрь видно пузыревидное ядро яйца (N) и перевариваемые ядра ранее заглоченных яйцевых клеток. По Шимкевичу.

клеткой, которая постепенно уменьшается по мере увеличения яйца, плавающего в жидкости полости тела, и идет на его питание. Чаще всего источником питания яйца являются фолликулярные клетки, при чем иногда удается видеть в яйце образование крупинок желтка насчет остатков этих клеток (Schneider, 1914).

¹⁾ Впрочем, по отношению к гидроидам высказывался взгляд, что в данном случае фагоцитоз имеет место только по отношению к ядрам, попавшим в яйцо, протоплазма же яйца и соседних клеток, которым принадлежат эти ядра, просто сливается (Labbé, 1899). Сходный взгляд давно высказывал Коротнев касательно развития яиц у своеобразного гидроида *Myriothela* (1879 и 1880).

В других случаях часть яиц развивает в себе запасы питательного материала, но сама не идет на развитие нового поколения, а заранее предназначена для питания яйца (насекомые, ракообразные), и такие клетки называются желткообразовательными (рис. 285). В третьем случае целая часть яичника (рис. 161) образует клетки, морфологически равнозначные яйцам, но служащие исключительно для питания зародыша. В этом случае в оболочке, содержащей одно или несколько яиц и образующей яйцевой кокон, находится кроме яиц еще значительное число питательных клеток, называемых желточными, равно как и обособленные части яичников, их вырабатывающие, называются желточниками (*vittellaria*). Клетки эти поедаются или клетками делящегося яйца, или уже довольно развитым зародышем, захватывающим их при этом через рот. Затем, в случае развития яйца рядом с другими, напр. в яйцевых коконах, или иначе капсулах, обложенных особой оболочкой и содержащих по несколько яиц, зародыш может поедать других, оставших в росте зародышей. Так у морского моллюска *Purpura lapillus* каждая капсула содержит 400 — 600 яиц, но из них развивается до конца 10—16, а у другого моллюска, *Neritina fluviatilis* из 10—90 яиц в каждой капсуле развивается лишь одно. Все прочие если и начинают развиваться, то развитие идет ненормально (Pelseueer, 1904). Клетки их сливаются в одну массу, и эти яйца идут на питание развивающихся зародышей. Наконец, в редких случаях молодь просто поедает внутренние органы тела матерн, как это происходит при размножении одного насекомого в личиночном состоянии (стр. 374) и при размножении круглого червя *Rhabditis teres* (Maupas, 1900). Таким образом между питанием яйца и питанием зародыша или даже личинки нет резкой границы, и это явление одного порядка, относящиеся лишь к разным периодам жизни организма.

В некоторых случаях можно обнаружить изменение количества желтка в яйце в зависимости от условий. У ракообразного *Palaeomonetes*, по Жинару, желтка тем больше, чем менее содержит солей вода и при значительном опреснении количество желтка больше в 27 раз. Яйца ракообразного *Alpheus saulcyi*, живущего в губках, по Бруксу и Геррику, в одной (зеленой) не имеют желтка, в другой (бурой) — имеют. В зависимости от количества желтка изменяется и способ развития этих рачков (см. ниже; стр. 374). В некоторых случаях (у нематод) удавалось изменять количество желтка искусственно, в зависимости от субстрата, в котором разводилась культура (Coute, 1902).

Яйцо, являясь носителем будущего поколения, в отличие от живчика, не только бывает обыкновенно нагружено желтком, но и одето защитными оболочками, хотя существуют и голые, способные даже к амебoidalному движению яйца, каковы яйца многих *Radiata*. Чаще всего встречается тонкая, нежная и бесструктурная оболочка, выделяемая самим яйцом и называемая желточной (*membrana vitellina*). Значение ее весьма важно для жизни яйца. Внутренние слои ее принадлежат к числу полупроницаемых перепон, у аскариды, напр., пропускающих одни жидкости, как вода, и не пропускающих многих растворов, чем и объясняется высокая сопротивляемость яиц аскариды и других нематод ядовитым веществам (стр. 20). Еще недавно полагали, что оболочка эта выделяется после проникновения живчика в яйцо, и это обстоятельство если не устраняет, то все же уменьшает возможность дальнейшего проникновения многих живчиков в яйцо. На самом деле, у морских ежей, напр., оболочка существует и на неоплодотворенном яйце, но она тесно прилегает к яйцу и тонка. После оплодотворения, может быть, вследствие увеличения проницаемости оболочки и проникновения воды, происходит расслабление ее на две, с образованием между ними слоя жидкости (Brachet, 1913). В таком случае, различают наружную оболочку, или оболочку оплодотворения, прорывающуюся при вылуплении личинки и внутреннюю — собственно желточную, впоследствии исчезающую. В других

случаях, напр., у аскариды, после оплодотворения, происходит, повидному, выделение яйцом новых внутренних слоев этой оболочки (Завадовский, 1915). Интересно, что вхождение в яйцо морского ежа живчика столь удаленных форм, как моллюска мидии (*Mytilus*), или даже действие фильтрата семени этого моллюска, или вхождение живчиков кольчатых червей (Godlevski, 1911)

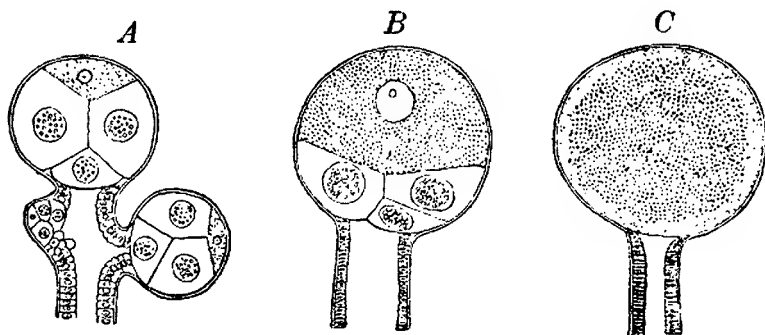


Рис. 285. Яйцевые фолликулы рачка *Aris sanguiformis* в различных стадиях созревания яйца. В каждой фолликуле, кроме яйцевой (темно-пунктированной) клетки еще несколько идущих на питание (светлых) клеток, исчезающих по мере роста яйца. По Лудвигу.

также вызывает расслаивание и образование оболочки оплодотворения (Kupelwieser, 1906). Впрочем, этот же толчек может быть дан яйцу и иным путем. Гертвиг (1887), Гербст (1893) и Леб (1908) показали, что, действуя на яйца морских ежей раздражающим образом, напр., прибавляя к морской воде гвоздичное масло, хлороформ, бензол, толуол, щелочи, некоторые жирные кислоты, т.-е., главным образом, вещества, способные растворять жиры, мы можем вызвать появление оболочки, а Гербст тем же путем вызвал образование такой же оболочки второй раз, после удаления первой иглами с поверхности яйца, и даже в третий раз после удаления второй. Достаточно яйца морской звезды подвергнуть действию повышенной температуры (между 30 — 40°, но не выше) (Lillie, 1908), а яйца морского ежа поместить в разжиженную морскую воду (Glaser, 1910), чтобы вызвать образование оболочки оплодотворения, и даже яйца ежа, долго лежащие в морской воде образуют ее (Loeb, 1913). Таким образом, оболочка оплодотворения выделяется при непосредственном раздражении яйца, вызываемом вхождением живчика или иным каким-либо путем. Обрывки яиц, будучи оплодотворены (см. ниже), тоже одеваются (по Гертвигу) оболочкой, но незрелые яйца ею не одеваются (Ries, 1909).

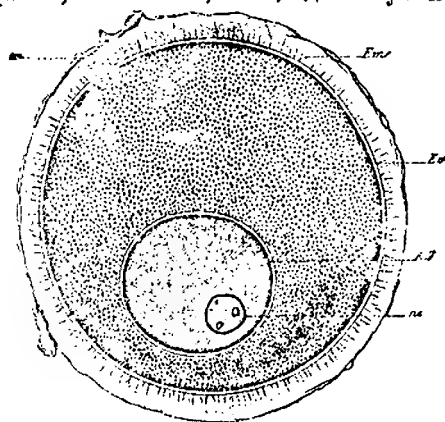


Рис. 286. Яйцо морской звезды *Asterias glacialis*. EN — внешний слой зародышевого пузырька; EN' — зародышевое пятнышко; Em — остатки фолликулярного эпителия; Ev — желточная оболочка. По Фоллю.

Поверх описанной оболочки лежит часто более толстая, иногда даже весьма плотная и близкая по составу к хитину, оболочка, выделяемая фолликулярными клетками яичника и называемая хорионом (chorion) (рис. 286). Особенно сильно развита она на так называемых зимних яйцах (стр. 24). Чаще же ее главная роль сводится к защите яиц от механических повреждений. Если она настолько плотна, что живчики не могут проникнуть через нее, то или она пронизана канальцами по всей поверхности, или же имеется особое отверстие (micropyle), как и канальцы, служащие для вхождения живчика. Многие яйца одеты еще рядом оболочек, выделяемых или особыми железами, или стенками тех частей половых органов, по которым проходит яйцо. Так многие яйца одеваются по оплодотворении сверху слоем белка, тоже являющимся запасным питательным материалом.

В курином яйце собственно яйцо представляет лишь желток с его оболочкой, называемой желточной, но по происхождению соответствующей скорее хориону, и беловатым

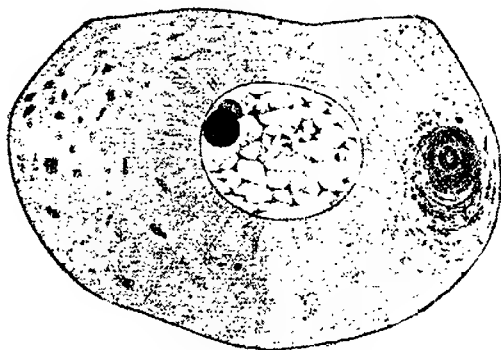


Рис. 287. Яйцо паука *Tegenaria domestica* с зародышевым пузырем (ядром), содержащим зародышевое пятно (ядрышко), и желточным ядром (справа), в центре которого лежит дегенерирующая центриола. По Пренану из Максимова.

пятнышком на поверхности желтка. Это пятнышко в спелом яйце уже прошло первые стадии развития, а первоначально представляет участок протоплазмы с ядром. Поверх желточной оболочки имеются три слоя белка, из конх внутренний более плотный продолжается на остром и тупом конце яйца в два спиральных завитка (халазы), концы конх свободно плавают в белке. За белком следует две белковые оболочки, расходящиеся на тупом конце яйца, где между ними образуется пространство, наполненное воздухом — воздушная камера. В яйцах птиц, а именно в курином (Schiller, 1899), а также в яйцах рептилий между белком и белковой оболочкой рассеяны клетки эпителиального характера. Предпола-

гают, что эти клетки по происхождению своему принадлежат яйцевой фолликуле, но отошли от поверхности желтка и раздвинулись вследствие проникновения под этот слой клеток белка, выделенного стенками яйцевода. Все эти добавочные части, как и пронизанная многочисленными порами (до 7000 по Rizzo, 1899) скорлупа, их окружающая, выделяются различными частями половых путей самки. Таким образом то, что разумеют под именем яйца в просторечии, есть весьма сложное образование.

Яйца могут откладываться по несколько под общей оболочкой, образуя коконы или капсулы. Что касается до составных частей яйца (рис. 286), как клетки, то мы уже знаем, что оно всегда имеет по большей части пузыревидное ядро, или зародышевый пузырь (vesicula germinativa), и часто имеет ядрышко, или зародышевое пятно (macula germinativa), а также иногда еще и так называемые придаточные ядра, о значении конх было говорено выше (стр. 61). Что касается до центрозомы, то в иных яйцах она сохраняется, но в других она, повидному, подвергается дегенерации. Так, наблюдаемое в яйцах пауков (рис. 287), а равно и некоторых других животных и даже у человека (van-der-Stricht, 1898), тельце, около которого груп-

пируются пластомеры и начинается образование элементов желтка и которое носит нерациональное название желточного ядра, по мнению Бальбиани (1893) и др., представляет собой центрозому яйца, подвергшуюся дегенерации, что было подтверждено и другими исследователями на ряде позвоночных (Munson, 1912). Впрочем, на этот счет мнения не вполне согласны (ср. van Bambeke, 1898).

Таким образом, яйцо также является осложненной клеткой. Вообще, относительно клеточной природы яйца не возникало особых сомнений. Некоторые исследователи доказывали, правда, что иногда яйцо может возникнуть

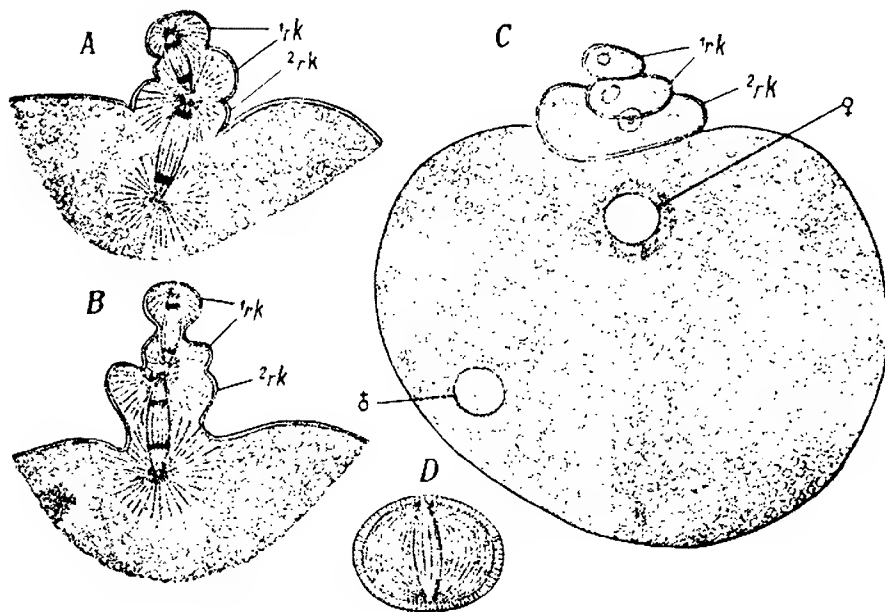


Рис. 288. Выделение редукционных тельц у моллюска *Amphorina coerulea*. А и В — участок яйца с отделяющимися тельцами — rk и rk , из коих первое в начале деления. С — тельца отделились и первое разделилось окончательно; ♂ — ядро живчика. D — наблюдаемое иногда деление второго тельца, одетого пористой оболочкой наподобие желточной. По Тринкесе.

слияннем нескольких клеток, но, повидимому, во всех этих случаях они имели дело с поглощением молодых яйцевых клеток одной, представляющей будущее яйцо, т. е. актом питания яйца, а не слиянием (стр. 309).

Совершенно сходно с тем, что мы видели уже при развитии живчиков, при развитии яйца тоже происходит редукция хроматина. Извне редукционный процесс в яйце обозначается появлением сначала одного небольшого тельца, называемого редукционным, а затем и другого, при чем первое тельце само делится на два, так что в результате получаются яйцо и три редукционных тельца (рис. 288). Посмотрим, какими внутренними изменениями сопровождается этот процесс в яйцах лошадиной аскариды (var. *bivalens*). В яичнике аскариды можно отличать те же три зоны, как и в семеннике: зону зачатковую, зону роста и зону созревания. В зачатковой зоне женские половые клетки, или овогонии, размножаются, подобно

Редукция женского хроматина.

сперматогониям, обычным делением с образованием 4-х хромозом, из коих каждая расщепляется вдоль. В зоне роста оогонии увеличиваются в размерах, отлагают в себе желточные элементы и достигают состояния, в котором могут быть названы ооцитами 1-го порядка. Затем, совершенно сходно с тем, что мы видели при делении сперматоцитов первого порядка, в ядре ооцита имеются вследствие псевдоредукции, обусловленной синапсисом, не четыре, а две хромозомы, образующих потом две тетрады (рис. 289; А и В). Образовавшееся вне ядра ахроматиновое веретено с двумя центрозомами вместе с хромозомами подходит к периферии яйца, где в это время от яйца отделяется маленький участок протоплазмы, в который и уходит одна из центрозом ¹⁾ и по две хромозомы от каждой тетрады, т.-е. по одной диаде (рис. 289; С, D, E). Таким образом, означенное деление вполне аналогично делению сперматоцита 1-го порядка с той только разницей, что две образовавшиеся путем этого деления клетки (или ооциты второго порядка) чрезвычайно неравной величины: один ооцит большой, содержащий в себе весь запас питательного желтка, другой, образующий первое редукционное тельце, маленький, лишенный желтка. Самое деление, вследствие этой неравномерности его продуктов, скорее похоже на выделение яйцом маленького тельца. Так происходит первое или настоящее редукционное деление.

Затем, опять-таки совершенно сходно с тем, что мы видели при делении сперматоцитов 2-го порядка, каждый ооцит 2-го порядка, т.-е. яйцо и первое редукционное тельце, снова делятся, минуя стадию покоя, но деление яйца так же неравномерно, как и в первый раз (рис. 289; F, G, H). Оно делится на большую часть — яйцо собственно и маленькую — 2-е редукционное тельце. При этом эквационном делении каждая дочерняя клетка получает по одной хромозоме от каждой диады. То же происходит и при делении 1-го редукционного тельца. Все, что говорилось выше об образовании тетрад при редукции мужского хроматина и расхождении отцовских и материнских хромозом применимо и к редукции женского. Таким образом, подобно 4 сперматидам, образуются четыре, содержащие по две хромозомы, клетки, из коих одна — большая и содержащая весь желток — есть яйцо, а три — маленькие и лишенные желтка — редукционные тельца. Означенные отношения поясняются прилагаемой схемой (рис. 290). У некоторых насекомых тельца могут не обозначаться на поверхности яйца, так как, хотя внутренние процессы деления ядра все-таки происходят, но ядра, соответствующие трем редукционным тельцам, остаются в верхних слоях яйца и погибают. Яйцо способно к дальнейшему развитию, а редукционные тельца нормально погибают, хотя с морфологической точки зрения они представляют такие же яйца, но лишенные питательного запаса и только

¹⁾ Центрозома иногда не наблюдается в редукционных тельцах, но в иных случаях ее присутствие может быть обнаружено с изменением условий. Так, Генклинг (1890—92), подвергая яйца насекомых повышенному атмосферному давлению, делал заметной обыкновенно невидимую центрозома в радиальные около нее лучи при образовании редукционных пузырьков. Аналогичный результат получил Сала (Sala, 1895) на яйцах аскариды путем их охлаждения.

потому погибающие. Однако, в некоторых случаях, напр., у моллюсков, редуционное тельце достигает весьма крупных размеров (рис. 288), а иногда, подобно яйцу, одевается желточной оболочкой (рис. 288, D) (Trinchese, 1880). У моллюсков же, а именно у *Argion* (Platner, 1880) и *Physa* (Kostanecky, 1902), наблюдалось проникновение в редуционные тельца живчиков. В ненор-

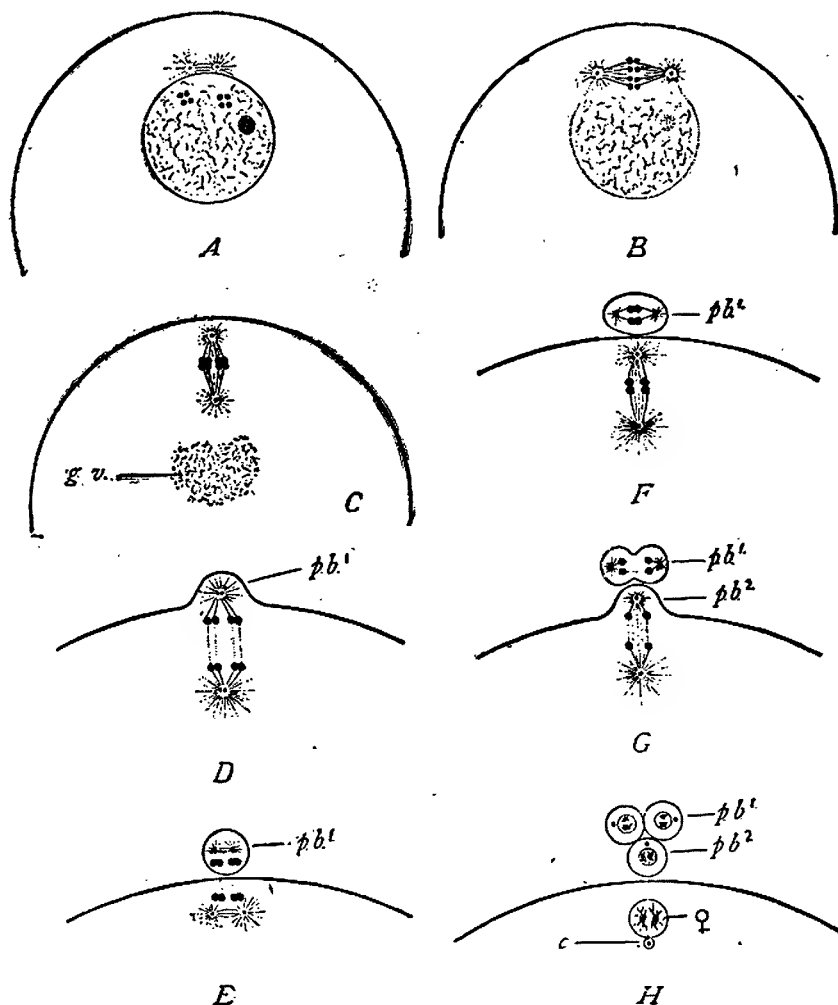


Рис. 289. Схема выделения редуционных телец при четырех хромосомах. А, В, С D, и Е — выделение первого тельца (pb^1); F, G, H — выделение второго (pb^2) и деление первого тельца; gv — остаток зародышевого пузырька после перемещения каркинетической фигуры на периферию; с — центрозома яйца; ♀ — женское ядро уже с редуцированным числом хромосом. По Уильсону.

мальных случаях, как это наблюдал Франкотт (Francotte, 1897) у одной турбеллярии, первое тельце может достигать величины $\frac{1}{4}$ яйца, оплодотворяться, дробиться и дойти до стадии гаструлы. Иногда редуционные тельца могут размножаться и без оплодотворения, т. е. партеногенетически. Так яйца червя *Thalassema* под влиянием слабых кислот развиваются тоже без оплодотворения (стр. 328), при чем и редуционные тельца иногда делятся,

образуя кучку маленьких клеток (Lefevre, 1907). Точно также под влиянием угольной кислоты редукционные тельца иглокожих начинают делиться, как это делают и неоплодотворенные яйца этих животных (Garbowsky, 1904). Гигантские редукционные тельца аскариды делятся и в обычных условиях (Kautzsch, 1902). Гигантские редукционные тельца (рис. 291) могут быть получаемы искусственно. Так, на яйцах аскариды Сала (Sala, 1895) получил их охлаждением, а у одного моллюска (*Philine aperta*) они получены мною при действии хлористого лития (Шимкевич, 1906), а на яйцах другого моллюска (*Crepidula*) Конклином (Conklin, 1915) — центрифугацией. Таким образом, редукционные тельца представляют собой абортивные яйца, как это высказал впервые Жнар и как это принимается многими (Марк, Бюкли,

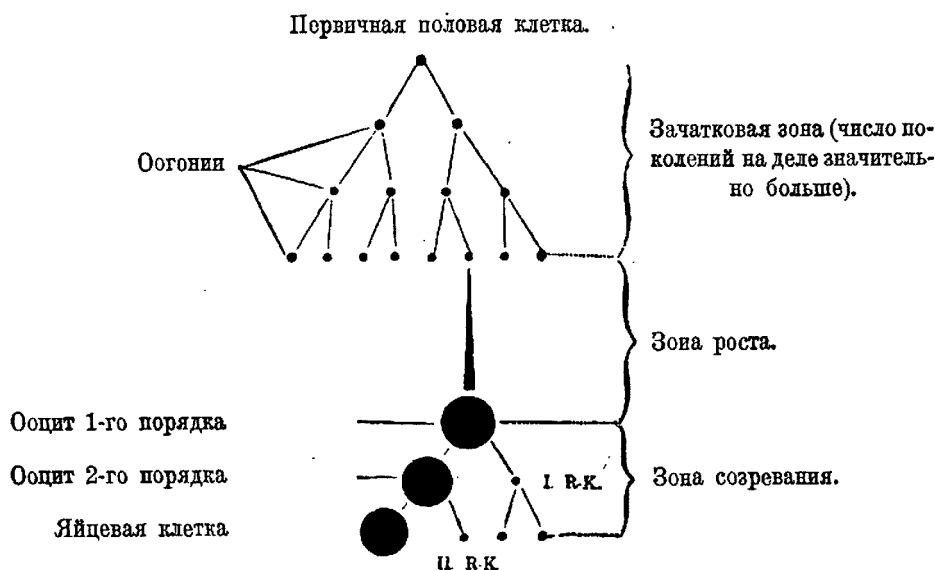


Рис. 290. Схема образования и созревания яйца у *Ascaris*. I. R-K — первое, II. R-K — второе редукционное тельце. По Бовери из Берга.

Гертвиг, Бовери и др.). Результатом выделения этих телец оказывается то, что яйцо содержит лишь одну четвертую часть первоначального количества хроматина и вдвое меньшее число хромосом, чем первоначальная половая или любая соматическая клетка. Нормально яйцо выделяет два редукционных тельца. Впрочем, в этом отношении возможны, кажется, колебания. Соботта утверждает, что яйца мышей выделяют то одно, то два тельца. Также яйца голодающих насекомых (по Кулагину, 1898 и Делажу, 1901) выделяют одно только тельце. Эти случаи требуют, однако, дальнейшего исследования.

Замечательно, что у пчелы *Apis mellifera* при развитии живчиков происходит не деление на четыре равной величины сперматиды, а такое же выделение редукционных телец, как и при развитии яиц (рис. 292), как это открыл Мевес (Meves, 1903) и подтвердили другие (Doncaster, 1906; Mark a. Copeland, 1906). Аналогичное явление наблюдается у шмелей,

Редукционные
тельца при
спермато-
генезе.

(*Bombus*), ос (*Vespa*) (Meves, 1907; Meves u. Duesberg, 1908) и некоторых муравьев (*Camponotus*) (Lams, 1908). Первое тельце у пчелы не содержит ядра, а второе хотя и содержит ядро и даже делает попытку развиваться, но скоро погибает, тогда как у осы второе тельце дает начало живчику, как и сперматид. Таким образом, уменьшение сперматоцита второго порядка и сперматиды до степени редукционных телец у самцов этих насекомых вполне аналогично такому же уменьшению ооцита второго порядка и abortивного яйца у самок. Спрашивается, как при этом происходит редукция? Редукции при этом вовсе не происходит. Дело в том, что у самцов этих

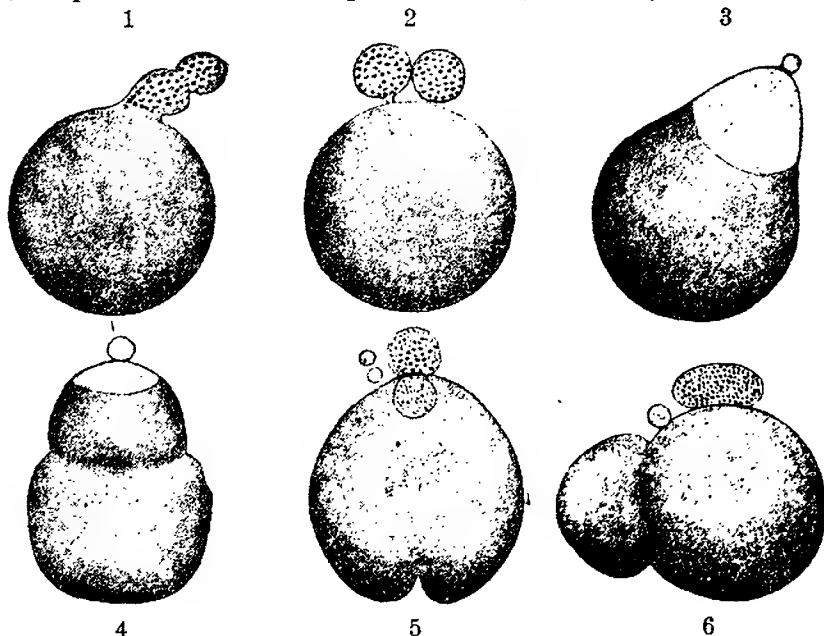


Рис. 291. Яйца *Philine aperta*, развивавшиеся в 0,75% растворе хлористого лития 24 часа. 1 и 2 — оба тельца увеличены; 3 и 4 — второе тельце гигантское; 5 и 6 — второе тельце увеличено, а яйцо начинает делиться. По Шимкевичу.

форм в половых клетках число хромосом и без того уменьшено вдвое: 16 вместо 31 ¹⁾, а причина этого заключается в том, что самцы этих форм, как увидим ниже, развиваются из неоплодотворенных яиц.

Не трудно видеть значение редукции, свойственной, как мы видели, и простейшим ²⁾, с морфологической стороны. Каждая зрелая половая клетка, как яйцо, так и живчик, содержит вдвое меньшее число (гаплоидное) хромосом, чем первичная половая или любая клетка тела, а при последующем соединении ядер яйца и живчика во время оплодотворения общее число хромосом снова удваивается, т.-е. достигает нормы (становится диплоидным). Это — численная сторона редукции. Мы видели, что она

Значение редукции.

¹⁾ В общем число хромосом при редукции у *Apis mellifera* представляет колебания вследствие образования сложных (бивалентных и плюривалентных) хромосом (Nachtshelm, 1913).

²⁾ Редукция свойственна и растениям, хотя может у них происходить в иной форме. Так, у водоросли *Closterium* сем. *Desmidiaceae* уменьшение количества хроматина происходит после оплодотворения (Klebahn, 1892).

свойственна инфузориям и некоторым другим простейшим (стр. 109). Без этой стороны редукции число хромозом возрастало бы при оплодотворении в каждом поколении вдвое, что, конечно, немыслимо. Страсбургер высказал мысль, что в сущности редуцированное или гаплоидное число хромозом является нормальным, унаследованным от предков, а удвоенное или диплоидное число есть благоприобретенное вследствие копуляции половых клеток, и что, следовательно, редукция есть возврат клеток к первоначальному прародительскому состоянию. Затем, из приведенного выше ясно, что количество

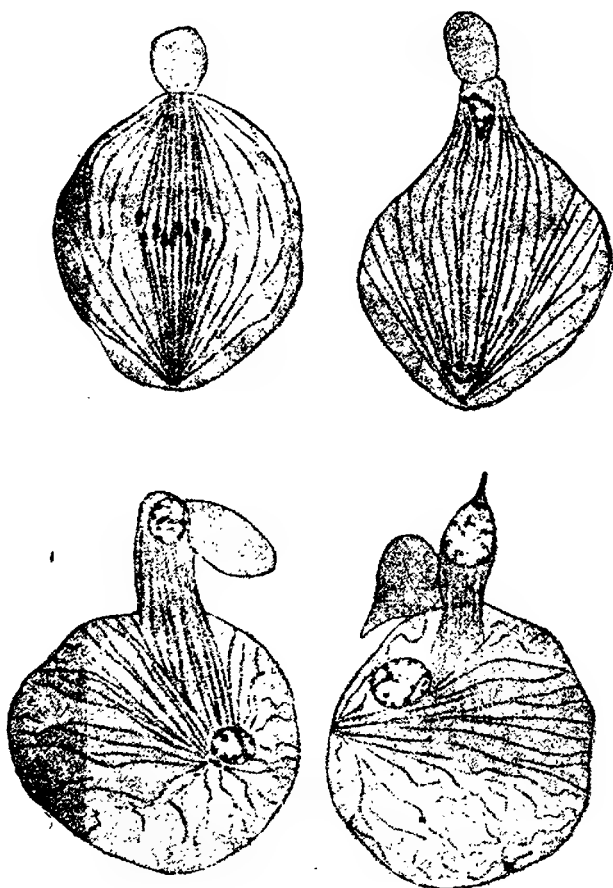


Рис. 292. Редукционное деление сперматоцита пчелы (*Apis mellifera*). По Мевесу.

хроматина при редукции уменьшается вчетверо. Ооцит и сперматоцит первого порядка у аскариды содержат две четверных хромозомы, или тетрады, а яйцо и живчик содержат две хромозомы, но каждая из них составляет лишь $\frac{1}{4}$ хромозомы ооцита или сперматоцита первого порядка. Так как деления редукционные следуют одно за другим без промежуточной стадии покоя, в течение которой масса хроматина могла бы заметно увеличиться благодаря росту ядра, то можно принять, что при редукции количество хроматина низводится до $\frac{1}{4}$ первоначального количества. Это — количественная сторона редукционного процесса. Если вспомним простейших, то у инфу-

зорий перед конъюгацией микронуклеус тоже делится на 4 части, из коих 3, подобно редукционным тельцам, погибают, а $\frac{1}{4}$ всего находившегося в микронуклеусе хроматина принимает участие в конъюгационном процессе (стр. 109). У некоторых простейших (у солнечников и грегарин), как мы видели (стр. 109), существует перед конъюгацией уже выделение настоящих редукционных телец. Таким образом, количественная редукция хроматина имеет место и у простейших. Р. Гертвиг высказывает предположение, что количественная редукция, как у простейших, так и у многоклеточных, сводится к восстановлению соотношения между массой ядра и массой плазмы, а это соотношение необходимо для нормального функционирования клетки (стр. 57). Вейсман (1887, 1893) полагал, что редукция имеет еще и качественное значение, т.-е. что элементы хроматина, выделяемые при редукции, не тождественны с элементами остающимися, а так как хроматин считается главным носителем и определителем наследственных свойств клетки, то редукция должна сопровождаться и качественным изменением наследственных свойств, подвергающихся редукции половых клеток. Это и происходит, как мы видели, но в иной форме, нежели думал Вейсман, а именно при расхождении отцовских и материнских хромозом после синапсиса. Если для сравнения допустим, что каждая конъюгирующая гарнитура представлена одной карточной мастью, отцовская, напр., — красная, материнская — черная, то после синапсиса в каждую дочернюю группу отходят все карты от туза до двойки, но число красных и черных может варьировать от 0 до 13. Этот процесс и имеет первенствующее значение в смысле перетасовки наследственных свойств отца и матери, заключенных в хромозомах. Если у человека после псевдоредукции число хромозом в половых клетках 24 (Winiwarter, 1912), то число возможных комбинаций при их перетасовке будет 2^{24} , 16, 777, 036, а если принять во внимание, что при последующем оплодотворении, при соединении хромозом яйца и хромозом живчика, каждая из комбинаций одного пола может сочетаться с одной из такого же числа комбинаций — другого пола, то число это надо еще возвести в квадрат, что составляет примерно триста миллиардов комбинаций отцовских и материнских хромозом в оплодотворенном яйце, и следов. и столько же возможных комбинаций наследственных свойств отца и матери в потомстве, не считая тех изменений, которые могут происходить в зависимости от перекреста хромозом в синапсисе вообще. Поэтому, действительно, при первом делении происходит редукция наследственных свойств, а при втором — численное изменение хромозом. Опять-таки и в данном отношении мы находим полную аналогию с простейшими. У солнечника *Actinophrys sol* (стр. 109) при редукции число хромозом в гамете уменьшается вдвое (с 44 до 22) вследствие синапсиса, при чем самое расположение хромозом в разные фазы процесса представляет полное сходство с тем, что мы видим у Metazoa (стадия букета и т. п.). Затем следует два редукционных деления: собственно редукционное (расхождение хромозом, слившихся во время синапсиса) и эквационное (простое расщепление хромозом) (Belar, 1921). Таким образом, редукция как у Metazoa, так и Protozoa сопровождается пере-

тасовкой родительских свойств и новыми комбинациями их в потомстве. Каковы бы ни были взгляды на процесс редукции и на законы наследственности, но неоспорим факт исчезновения части наследственных особенностей в каждом поколении. Так как при каждом оплодотворении соединяются свойства отца и матери, то в течение ряда поколений будут соединяться свойства всех поколений. Иначе говоря, в течение веков количество наследственных свойств достигло-бы чрезвычайного разнообразия. Данный орган мог бы потенциально походить не только на тот же орган отца, матери, деда, бабушки, но прадеда, прабабушки и т. д. до бесконечности. Одним словом, такое накопленне наследственных свойств могло осложнить явление наследственности до крайней степени. На деле же мы видим, что наследственные черты ближайших предков сказываются гораздо сильнее, чем отдаленных, а многие черты наиболее отдаленных предков утериваются вовсе и не возникают уже в потомстве.

Вот это неизбежное упрощение наследственных свойств происходит, надо думать, при редукции хроматина. Возможно поставить и другой весьма важный вопрос, могут ли в зависимости от редукции появиться новые особенности у потомства. Его мы рассмотрим позже (стр. 340), но отметим, что имеющиеся наблюдения покуда не точны для решения вопроса, возникают ли в зависимости от редукции отклонения, передающиеся следующим поколениям, т.-е. наследственные признаки, хотя возникновение их этим путем нельзя считать невозможным.

Проникновение
живчика
в яйцо.

После редукции ядро яйца принимает обычную форму покоящегося ядра и готово к оплодотворению, сущность которого выяснена, главным образом, наблюдениями О. Гертвига, Ван-Бенедена, Бовери и др.

Что заставляет живчика проникать в яйцо? Первоначально живчики устремляются к яйцу и часто усаживаются на его поверхности своими головками в большом числе, повинаясь, вероятно, тигмотаксическому стремлению (стр. 74). Живчики морского ежа собирався около яйца, как зрелого, так и незрелого, как живого, так и убитого осмиевой кислотой, но тщательно промытого водой (Buller, 1902). Точно также усаживаются живчики и на стеклянную палочку, если погрузить ее в каплю семенной жидкости таракана (Herbst, 1894).

Вышеприведенные (стр. 79) опыты Пфедфера над живчиками растений позволяют предполагать также чрезвычайную хемотаксическую чувствительность живчиков животных, тем не менее, некоторыми отрицаемую (Buller, 1902). Весьма вероятно, что в протоплазме яйца имеются вещества, может быть, являющиеся второстепенными и побочными продуктами его жизнедеятельности, но действующие положительно хемотаксически на живчиков. Так, если яйца морского ежа растереть со слизью животного и прибавить к слизи каплю семенной жидкости, то живчики становятся вертикально к поверхности слизи. Если же к слизи не было присоединено яйцо, то они просто плавают около ее поверхности. Очевидно, что в первом случае живчики испытывают некоторое возбуждение ((Dungern, 1902). Замечательно, что живчики обнаруживают положительные хемотаксические, или точнее цито-

таксические свойства не только к неоплодотворенным яйцам. У млекопитающих живчики внедряются в эпителиальные клетки матки и в клетки зародыша (в стадии бластулы) (Kohlbrugg, 1910 и 1912). Внедрение живчиков в бластомеры раздробившегося яйца наблюдалось у морских ежей (Boveri, 1888) и в бластомеры и фолликулярные клетки у сальп (Заленский, 1916). Живчики морского ежа, обработанные вытяжкой из его яиц, претерпевают изменения, напоминающие таковые при проникновении живчика в яйцо (напр., разбухание головки), но более уже не привлекаются яйцом и, следов., изменяют свои цитотаксические свойства (De Meyer, 1900). Кроме того, для живчиков млекопитающих доказано, что они двигаются всегда против тока жидкости, в которой находятся (Adolph, 1905), т.-е. представляют явление реотаксиса, как, напр., рыбы, устремляющиеся против течения рек в период нереста. Для живчиков это движение имеет то значение, что они в половых путях самки двигаются вглубь органа навстречу току слизи.

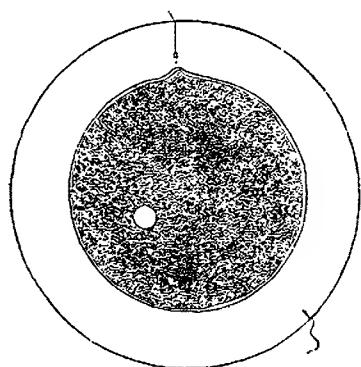


Рис. 293. Проникновение сперматозоида в яйцо морского ежа *Toxopneustes*. По Зеленка из Берга.

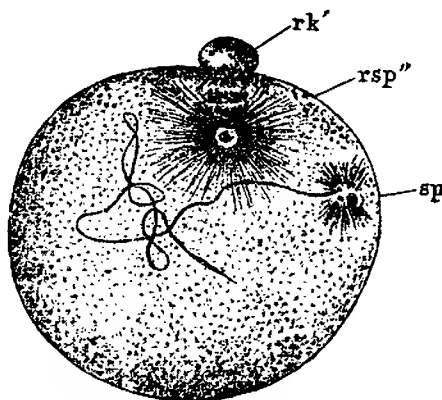


Рис. 294. А — яйцо летучей мыши (*Vesperugo*) после внедрения живчика. *rk'* — первое редукционное тельце; *rsp''* — женское ядро в процессе выделения второго редукционного тельца; *sp* — ядро мужское. Еще заметен хвостик живчика в яйце. По Ван-дер-Стрихту.

Наконец, живчики пробуравливают, или даже, может быть, растворяют оболочку яйца, или проникают через поры и через микропиле. Яйцо же высылает на встречу первому приблизившемуся к нему живчику небольшой бугорок, по существу не отличающийся от всякого другого амебоидного отростка и называемый копуляционным бугорком (рис. 293). В этот бугорок и внедряется живчик, а в том случае, когда живчики отличаются малой подвижностью, этот бугорок активно захватывает живчик, как амеба пищевой комок, как это наблюдал, напр., Сильвестри (1898) при оплодотворении у одной многожки. Интересно, что при попытках живчиков проникнуть в незрелое яйцо голотурий, оно высыласт навстречу им многочисленные псевдоподии, захватывает их и потом переваривает (Иванцов, 1898). Таким образом, отношение к живчикам яйца зрелого и не зрелого (до редукции) — совсем иное. После внедрения живчика во многих яйцах выделяется оболочка оплодотворения, препятствующая дальнейшему проникно-

венню живчиков в яйцо. Весь ли живчик входит в яйцо? В иных случаях весь, и его целиком можно наблюдать в плазме яйца (рис. 294), но в других — хвостик и отростки отпадают, а головка и средняя часть входят в яйцо (рис. 295). Повидимому, у одного и того же животного, напр., у морского ежа *Strongylocentrotus*, хвостик может то отпадать, то входит в яйцо (Witschi, 1911), что не имеет значения, так как важнейшие части живчика заключаются в головке и средней части. Часто внедрение жив-

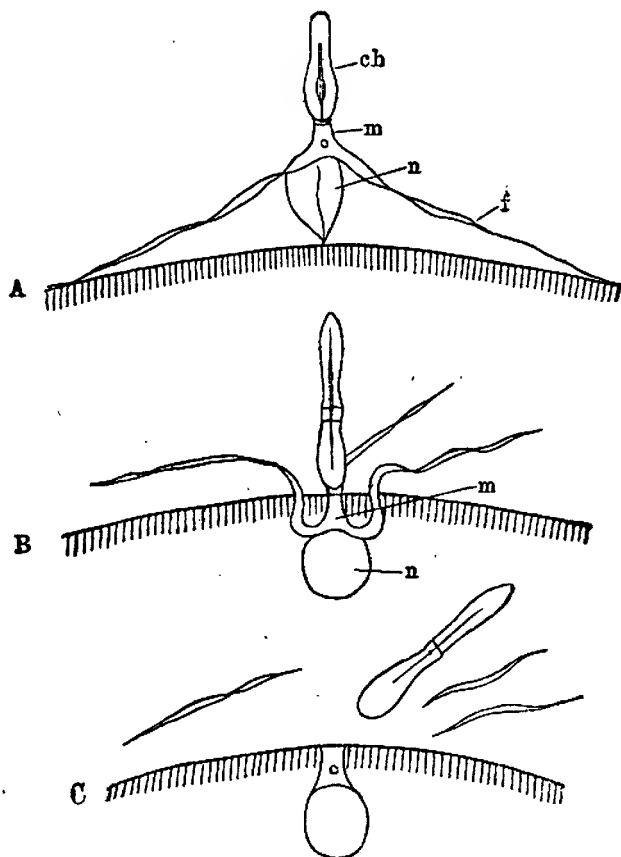


Рис. 295. А, В, С — проникновение живчика ракообразного *Galathea* в яйцо. А — живчик прикрепился своими отростками; В — начало проникновения содержащей ядро головки (n) и содержащей центрозома средней части (m); С — отростки (f) и хвостик, с особой хитиновой капсулой (ch) отпали. По Кольцову.

чика вызывает появление лучистого расположения протоплазмы в яйце, очевидно под влиянием внесенной живчиком в яйцо центрозома. Протоплазма живчика сливается с протоплазмой яйца, а в то же время главные составные части живчика — ядро и центрозома, а иногда и вносимые живчиком пластозома — становятся ясно видимыми (рис. 296, А). Живчик может проникнуть в яйцо до окончания процесса выделения редукционных пузырьков, как это имеет место у лошадиной аскариды, и даже в иных случаях как будто это проникновение стимулирует выделение редукционных телец. Так, у одного кольчатого червя (*Chaetopterus*) выделение

первого тельца начинается, но потом останавливается. После же проникновения живчика происходит окончательное выделение первого, а потом и второго тельца и начинается деление яйца, или дробление. В неоплодотворенных яйцах этого червя мы можем вызвать окончание редукционного процесса и даже начало дробления действием на яйцо $1/4\%$ или $1/2\%$ раствора хлористого калия (Mead, 1907). Впрочем, возможно что действие живчика и реагентов здесь не непосредственное ¹⁾. Но во всяком случае, оплодотворение совершается тогда, когда выделится второй пузырек.

При рассмотрении процесса оплодотворения надо иметь в виду судьбу центрозоны и судьбу ядра. У лошадиной аскариды, а также в большинстве случаев вообще, судьба мужской центрозоны, повидимому, такова: она делится пополам и образует таким образом две центрозоны, которые ложатся на полюсах образующейся потом кариокинетической фигуры, окружаются системами радиальных лучей и дают при последующем делении яйца каждая центрозома двух первых дочерних клеток (рис. 296, В, С, D, E).

Ядро живчика (рис. 296, А, В) из однородной массы становится ячеистым и проходит вообще те изменения, которые проходит всякое ядро перед делением, при чем в нем образуется столько хромосом, сколько имел их сперматид, давший начало живчику. То же самое происходит с ядром яйца (рис. 296, С). Таким образом, получается в яйце два ядра, число хромосом которых вдвое менее числа таковых в клетках тела. У *Ascaris megalocephala* var. *bivalens* в каждом ядре, из которых одно называется мужским, другое—женским, будет по две хромосомы (рис. 296, D). У означенной формы оболочки ядер весьма скоро исчезают, и сами хромосомы расщепляются вдоль на две части, как при обычном делении клеток (рис. 296, E). При последующем разделении яйца каждая дочерняя клетка получает по 2 части женских хромосом и 2 части мужских (рис. 296, F). Таким образом, после первого деления число хромосом удваивается, т.-е. доводится до обычного числа, свойственного соматическим клеткам, при чем в яйцевой клетке, а равно и во всех клетках, происшедших через ее разделение, т.-е. во всех клетках тела, будет равное число хромосом, как мужских, так и женских. Если хроматин есть носитель наследственных свойств клетки, то естественно, что каждая клетка потенциально содержит в себе как свойства отцовские, так и материнские. Свойства же ее в действительности определяются тем обстоятельством, которое влияние и в каких частях ее одержит перевес. Но возможность сходства как с отцовскими, так и с материнскими чертами одинаково присуща каждой клетке.

Оплодотворение.

¹⁾ Гудричу (Goodrich, 1920) удавалось на яйцах червя *Nereis*, в которых выделение редукционных телец началось под влиянием проникновения живчика, удалить последний посредством микродиссектора Борбура, и это удаление не останавливало течения процесса редукции. По Гудричу, проникновение живчика, вызывая отслаивание желточной оболочки (стр. 311), стеснявшей выделение редукционных телец, тем самым облегчает его. Затем, Гейльбрун (Heilbrun, 1920) на яйцах моллюска *Cummingia* показал, что действительно отслоение или разбухание оболочки под влиянием реагентов, так и ее удаление имеет следствием выделение редукционных телец.

Однако, описанное соединение мужского и женского ядра может происходить или ранее, чем описано выше для аскариды, или позже. Или

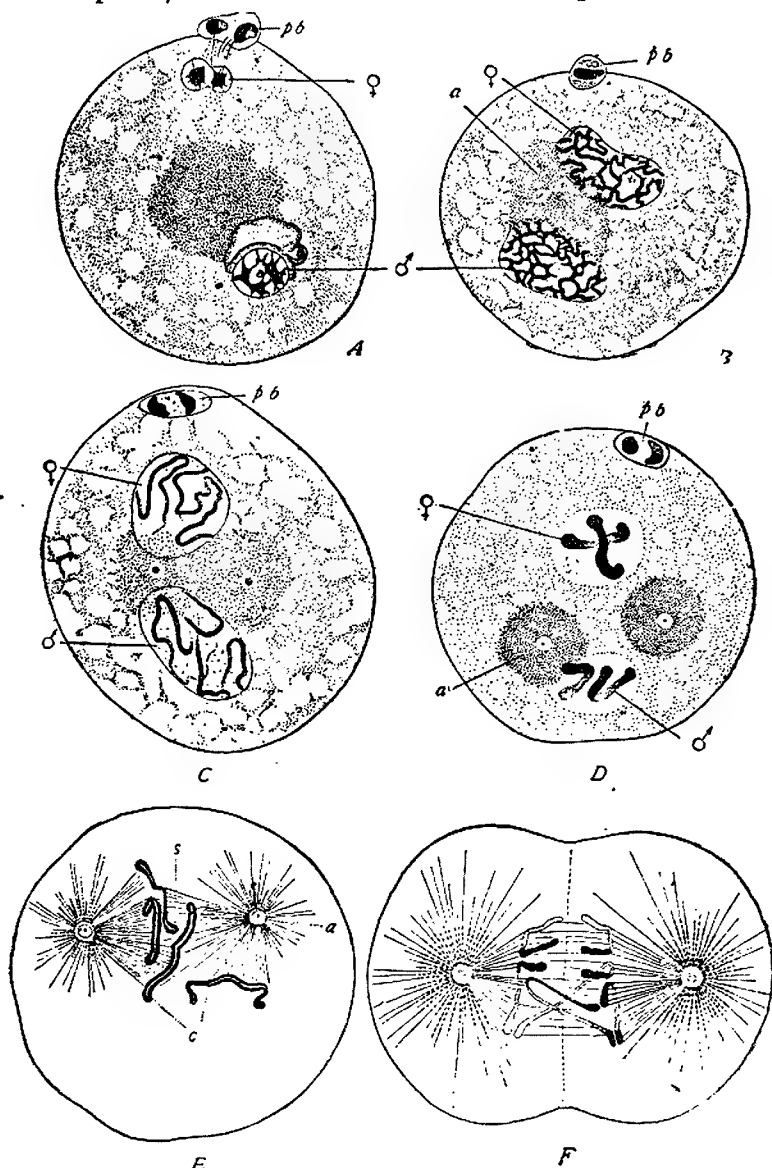


Рис. 296. Оплодотворение у лошадиной аскариды (*A. megalocephala* var. *bivalens*). А — женское ядро (♀) отделяет второе редукционное тельце (pb), а мужское (♂), с прилежащей к нему центрозомой и остатком характерного для живчика аскариды тельца (рис. 272), превращается в яичное ядро; В — оба ядра — мужское (♂) и женское (♀) начинают готовить распределение хроматина в хромосомы; мужская центрозома (а) начинает делиться; С — в обоих ядрах образовалось по две хромосомы и началось разделение центросфер; D — разделение и расхождение сфер; Е — центрозомы, образовавшиеся делением мужской (а), ложатся на полюсах образующейся ахроматиновой фигуры; хромосомы (с), к которым подходят ахроматиновые волокна (s), расщепляются продольно; F — начало первого деления самого яйца. Хромосомы уже разделились, и продукты деления разошлись. По Бовери из Уильсона.

оба ядра могут сливаться в состоянии яичном, до образования хромосом, как это имеет место, по Гертвигу, у морских ежей, или гораздо позже. Так,

у некоторых веслоногих ракообразных, или Copepoda, (Häcker, 1892; Шимкевич, 1896) яйцо делится на 2 части, эти части делятся снова каждая на 2, а мужское и женское ядра сохраняют свою самостоятельность и лежат в каждой клетке рядом, сохраняя в стадии покоя свои оболочки (рис. 303). Даже в дальнейших стадиях развития Copepoda (Häcker, 1896; Rückert, 1898) сохраняется сказанная двойственность ядер или же она выражается в том, что клетки зародыша имеют по 2 ядрышка вместо одного (Häcker, 1902). Некоторая обособленность мужского и женского ядра замечена, кроме аскариды (Herla, 1893; Zoja, 1895), у моллюсков (Conklin, 1901), асцидий (Golski, 1899) и скатов (Rückert, 1899), при чем ядра бластомер могут являться двулопастными.

Но все эти явления сводятся к одному—соединению, в конце концов, в ядрах дробящегося яйца мужского и женского хроматина в равном количестве. Таким образом, живчик вызывает образование оболочки оплодотворения (стр. 311); иногда стимулирует и выделение редукционных пузырьков (стр. 322); вносит в яйцо центрозома (стр. 323), принимающую участие в делении яйца и, может быть, даже стимулирующую самое деление; наконец, главным образом, вносит хроматин отца и вызывает соединение в потомстве наследственных свойств отца и матери. Надо еще добавить, что живчик обыкновенно вносит еще пластозома, которые не рассасываются и не дегенерируют, а остаются в яйце и, может быть, тоже имеют отношение к передаче наследственных свойств.

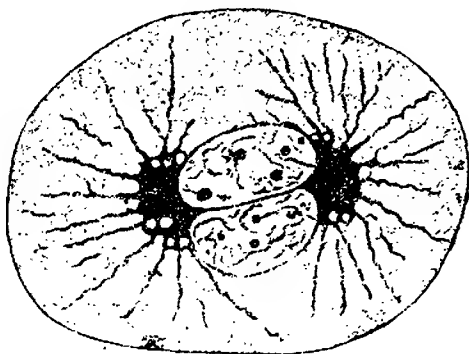


Рис. 297. Оплодотворенное яйцо циклопа (*Cyclops strenuus*). Мужское и женское ядра лежат рядом, сохраняя самостоятельность. По Рюккерт.

Что касается до роли ядра, как главного носителя наследственных свойств, то за это говорят косвенные соображения. Во-первых, количества протоплазмы мужской и женской слишком неравномерны, чтобы мы могли признать за ней это свойство: живчик неизмеримо меньше яйца. Так, сравнительно небольшие яйца аксолота в 50 миллионов раз больше живчика по объему. Если бы протоплазма была носителем наследственных свойств, то мы в праве были бы ожидать всегдашнего преобладания свойств материнских, чего на деле нет. Разнообразие в судьбе женской центрозома, замечаемое при оплодотворении (стр. 326) исключает возможность признания наследственных свойств за ней. Вообще орган с таким назначением не может исчезать или удаляться из яйца и замещаться мужской центрозомой без нарушения наследственных отношений. Только ядра—мужское и женское—представляют замечательное тождество в количестве хроматина и числе хромозом, что стоит в согласии с предположением касательно одинакового значения этих элементов при передаче наследственных свойств как отца, так и матери.

Имеются и некоторые опытные доказательства, которые мы рассмотрим ниже (см. стр. 335).

В разбираемом нами примере лошадиной аскариды обе центрозома первой карпокинетической фигуры образуются из центрозома живчика.

Фоль (1891) описал, что у морских ежей, а равно у некоторых других форм, женская центрозома тоже делится на 2 части, которые сливаются попарно с разделившейся мужской, а потом продукты слияния образуют уже центрозома дочерних клеток. Процесс этот он назвал кадрили центров, и при этом процессе центрозома каждой клетки дробящегося яйца, подобно ядру, является двойственного происхождения: мужской и женской.

Таковы наблюдения Фоля. Надо заметить, что они нашли себе подтверждение в наблюдениях Гиньяра (Guignar, 1891) над растениями, а также в наблюдениях над некоторыми животными, напр., Конклина над моллюсками (Conklin, 1894), Ван-дер-Штрихта (van-der-Stricht, 1897) над турбеллариями и др. По Конклину при оплодотворении у одного моллюска женская центрозома ложится на одном полюсе яйца, а мужская — на другом. Наконец, если некоторые не видели настоящей кадрили центров, то все же утверждают, что женская центрозома еще заметна в яйце после выделения второго редукционного тельца, напр., у иглокожих (Ziegler, 1896; R. Hertwig, 1896).

Однако, первый Бовери (1888, 1891), а затем целый ряд исследователей у весьма разнообразных форм наблюдали или допускают исчезновение женской центрозома, и большинство их утверждает, что центрозома первой карпокинетической фигуры образуются делением только одной мужской центрозома, при чем женская, по некоторым, дегенерирует в яйце, а по другим — всецело выталкивается вместе с редукционным тельцем.

Наконец, по наблюдениям Уилера (Wheeler, 1895, 1897), живчики своеобразного червя *Myzostoma* не содержат центрозома, а центрозома оплодотворенного яйца образуется исключительно насчет женской. Сильвестри (1898) утверждает, что живчики одной многоложки также не имеют центрозома. То же самое утверждает Пьерантони (Pierantoni, 1908) для одного из кольчатых червей (*Protodrilus*). Однако Констанецкий (1898) утверждает, что и у *Myzostoma* центрозома оплодотворенного яйца происходит из мужской, а не женской, и подтверждает это наблюдение экспериментально (1905). Во всяком случае, возможно допущение существования у различных животных тройного происхождения центрозома оплодотворенного яйца: от мужской и женской, или только от мужской, или только от женской, при чем первый случай надо считать исходной, более древней формой, а прочие два — его видоизменениями. Если допустить, что центрозома вовсе не имеет никакого отношения к передаче наследственных свойств отца и матери потомству, а является просто стимулирующим центром, то понятно, что для судьбы потомства довольно безразлично, будет ли этот центр дан отцом, или матерью, или обоими родителями вместе.

Редукция при
партеногенезе.

Если при оплодотворении происходит, как мы видели (стр. 323), удвоение числа хромозом и восстановление диплоидного числа, уменьшившегося при редукции до гаплоидного, то почему при девственном размножении, когда этого восстановления не происходит, число хромозом последовательно не уменьшается в течение ряда поколений? При партеногенезе может наблюдаться несколько случаев. Иногда второе редукционное тельце втягивается обратно, возвращается к женскому ядру, ложится рядом с ним и играет ту же роль, как и живчик. Таким образом, и в данном случае убыль числа хромозом, происшедшая при редукции, снова пополняется.

Такой случай описан для девственно развивающихся яиц ракообразного *Artemia* (рис. 298) Брауэром (1893).

В других случаях, напр., при девственном развитии яиц иглокожих (O. Hertwig 1890), травяных тлей (Stevens, 1905), выделение второго тельца обыкновенно задерживается, и редукции при этом тоже не происходит.

Третий случай представляет выделение двух редукционных тельц, но без редукции числа хромозом. Это явление наблюдалось у насекомых (Henking, 1894; Doncaster, 1906; Schleip, 1909). Так, по Шлейпу, у одной орехотворки (*Rhodites rosae*) во время обоих редукционных делений наблюдается 12 хромозом, во время дробления оплодотворенного яйца тоже 12 (а не 24, как думал Генкинг), а в клетках более развитого яйца (в бласто-дерме)—6, но бивалентных. Наконец, как мы уже видели, у партеногенетически развивающихся самцов пчел и некоторых других насекомых число хромозом, действительно, половинное, т. е. редукция при развитии имела место, но зато при развитии живчиков у этих самцов редукции уже не происходит (стр. 316). По Делажу, при девственном развитии яиц иглокожих происходит выделение второго тельца, но при этом подвергнувшееся редукции число хромозом все таки вновь увеличивается путем саморегулирования. Другие исследователи отрицают это последнее явление (Boveri, Wilson, 1901), но исследование девственно развивающихся яиц амфибий показало, что в этом случае или задерживается выделение второго редукционного тельца, или же в начальных стадиях иногда бывает редуцированное число хромозом, а в более поздних оно становится нормальным (Henneguy; см.

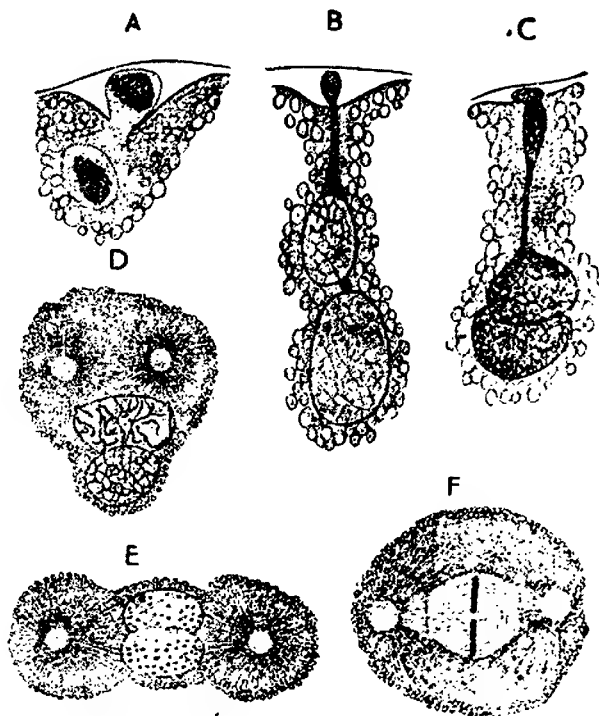


Рис. 298. Выделение редукционных тельц при девственном развитии яйца рачка *Artemia salina*. А—выделение второго тельца; В и С—его обратное втягивание; D, E, F—второе тельце ложится рядом с женским ядром и образует вместе с ним кариокinesis-фигуру. По Брауэру.

Delage et Goldsmith, 1912; Parmenter, 1919), иначе говоря, саморегулирование все-таки возможно. Происходит саморегулирование, повидимому, вследствие того, что в начальных стадиях дробления за разделением хромозом обычного деления blastomer не следует и число хромозом таким образом удваивается. Все эти случаи говорят нам в пользу того, что партеногенез есть не что иное, как упрощенное половое развитие, а отнюдь не бесполое, как думали еще недавно. Некоторые считают партеногенетическим только такое развитие, при котором число хромозом остается до конца гаплоидным, а те случаи, когда число хромозом становится диплоидным насчет невыделившегося или вернувшегося обратно второго редукционного тельца, сравнивают с авто-

гамией простейших (стр. 111), т. е. рассматривают как оплодотворение ядром, отделившимся от ядра яйца. Самое сопоставление по существу верно, но при такой терминологии затруднительно решить вопрос, к какой категории надо отнести те случаи партеногенеза, когда пополнение числа хромозом происходит путем саморегулирования.

Искусственный
партеногенез.

Для выяснения значения оплодотворения сыграл большую роль так называемый искусственный партеногенез, открытый Тихомировым (1886) на яйцах (грене) шелковичной бабочки, которые вообще способны к девственному развитию, но обыкновенно в небольшой численной пропорции. Тихомирову, путем раздражения яиц, удавалось увеличить количество девственно развивающихся яиц до 60%, при чем для раздражения он применял весьма различные способы: погружение в крепкие кислоты (яйца шелковичной бабочки одеты довольно плотным хорионом), погружение в теплую воду, трение щеткой, раздражение электрическими разрядами. Эти данные были подтверждены и другими исследователями (Verson, 1886; Quajat, 1905; Kellog, 1907), а затем на целом ряде форм, уже неспособных к партеногенезу в естественных условиях (из иглокожих, червей, моллюсков, позвоночных) удалось вызвать девственное развитие и в некоторых случаях получить личинок и даже взрослое животное ¹⁾. Для достижения этого результата прибегали к различного рода факторам, из которых остановимся на главнейших. Применялись влияния механические, как сотрясение, к яйцам морских звезд (Mathews, 1901), кольчатых червей (Fischer, 1902; Scott, 1903). Из факторов физических применялся электрический разряд на яйцах морских ежей (Delage, 1908—1909), и главным образом изменение температуры. Применялось, как повышение ее на яйцах рыб (Norman, 1896) и морских звезд (Mathews, 1900; Delage, 1901), так и понижение на яйцах иглокожих и червей (Morgan, 1900; Greeley, 1902), а также и сначала повышение, а потом резкое понижение на яйцах лягушки (Bataillon, 1902, 1904, 1906). Впрочем, некоторые считают влияние температуры здесь косвенным, а непосредственной причиной, может быть, являлось насыщение водой и обезвоживание, вызываемые температурными изменениями. К числу физических факторов некоторые относят и случаи влияния гипертонических, т. е. повышающих осмотическое давление и водоотнимающих, растворов, в тех случаях, когда к этому влиянию не примешивается химическое действие. Прибавление к морской воде хлористых солей натрия, калия, магния, марганца, особенно последних, давали в опытах Моргана, Леба и др. поло-

¹⁾ Как у шелковичной бабочки, так и у морских звезд (*Asteracanthion rubens*), а также у некоторых ежей, в каждой неоплодотворенной яйцекладке часть яиц сегментируется партеногенетически. По возможно, что всетаки это происходит под влиянием внешнего раздражения. Так по Лебу для яиц кольчатого червя *Amphitrite* достаточно небольшого повышения температуры, и по Мэтью для яиц звезды *Asterias forbesi* — малейшего сотрясения, чтобы вызвать сепментацию. Впрочем, в этом отношении наблюдаются значительные колебания в пределах одного вида; по Делажу (1910) яйца ежа *Agracia pustulata* из Средиземного моря сегментируются без оплодотворения в количестве 80—90%, а яйца того же вида из Атлантического океана — лишь в исключительных случаях. Вигье (Vigier, 1900) доказывает такие же колебания для ежей других видов.

жительные результаты, но соли марганца действуют и в изотонических, т. е. индифферентных в этом отношении, растворах и даже в гипотонических, т. е. понижающих осмотическое давление и насыщающих водой, а еще лучшие результаты получил Делаж пропусканием угольной кислоты, дававшим иногда у иглокожих до 100% девственно развивающихся яиц и давшим возможность получить личинок. А так как такое же влияние оказывают на яйца и вещества, совершенно не влияющие на осмотическое давление, то возникает вопрос вообще, играет ли какую-либо роль здесь обезвоживание, и играет ли оно роль вообще при искусственном партеногенезе. Тем более, что предположение Жиара (Giard, 1904), будто бы простое высушивание может стимулировать развитие яиц, не подтвердилось.

Над химическим раздражением было наибольшее число исследований, при чем применялись соли, щелочи, кислоты, угольная кислота, яды, как стрихнин и др., и в этом направлении работали Гертвиг (1890), Лёб (1899), Фишер (1900 и 1901), Делаж (1900—1907) и др., применяя эти методы к яйцам иглокожих, червей, моллюсков и др. Для яиц ежей, по Лёбу, наилучшим способом является воздействие жирной кислотой (лучше всего бутириновой, а потом гипертоническим раствором морской воды). Применялись тоже и жидкости из организма: дифтеритная сыворотка (Кулагин, 1898), мочевины (Loeb, 1907), семенная вытяжка того же или другого животного (Winkler, 1900) и т. п. Наиболее интересны результаты Батайона (Bataillon, 1910—1912), который вызывал девственное развитие яиц амфибий уколом иглы, но, однако, скоро выяснилось, что один укол вызывает лишь начало развития, а для полного развития игла должна быть смочена кровью или лимфой того же или даже весьма отдаленного животного, напр., рыбы, млекопитающего, или даже вытяжкой семенников того же животного или даже селезенки морской свинки (Herlant, 1912; Voss, 1921). По мнению одних при этом главную роль играют оксидазы (стр. 40), по другим наиболее деятельною частью оказываются лейкоциты и, вероятно, их ядерное вещество. Таким образом были получены головастики и даже лягушки, хотя при этом часто получаются аномалии (Levy, 1912; Loeb, 1916).

Вообще же яйца различных животных относятся к одному и тому же возбудителю различно, и, по Делажу, даже яйца, взятые из одного яичника, представляют в этом отношении отличия: одни более чувствительны к одному агенту, другие — к другому.

В настоящее время выработаны Делажем и Лёбом более сложные методы, и Делажу удалось получить личинок, закончивших превращение и давших ежей.

Теоретическое понимание этих явлений различно, а поэтому различны теории оплодотворения. Теория Лёба, который несколько раз изменял свои воззрения при своих исследованиях, может быть названа теорией чисто химического морфогенеза. По его взглядам, выделение оболочки оплодотворения стимулируется агентами, растворяющими жиры, а первое ¹⁾ деление ядра обусловлено окислением, вызываемым слегка щелочными,

¹⁾ По Лёбу, образование оболочки оплодотворения и дальнейшее развитие яйца тесно связаны между собой, но другим (Brachet, 1912; Glaser, 1911) удавалось получать девственно развивающиеся яйца, лишённые оболочки оплодотворения.

содержащими кислород гипертоническими растворами, следовательно, обезвоживающими и нарушающими химическое равновесие в яйце.

Таким образом, по Лёбу, оба эти процесса лишь следствие химических процессов — растворения жиров с одной стороны и окисления с другой. Сообразно этому и живчик действует двояко — вносит вещество, действующее жирорастворяюще и приводящее к образованию оболочки, и вещество, действующее как гипертонический раствор и стимулирующее дробление.

Теория Делажа может быть названа теорией коллоидального морфогенеза. Раздражение внешними агентами и вхождение живчика вызывают в определенном порядке в коллоидальной плазме свертывание и разжижение, обуславливающие выделение оболочки оплодотворения, построение карокинетической фигуры и т. п. явления.

Наконец, Лилли (Lillie, 1909) дал теорию морфогенеза электрического: внешние влияния увеличивают проницаемость оболочек и способность их пропускать несущие электрический разряд ионы в том и другом направлении. С этой точки зрения можно предполагать, что и живчик вносит необходимые для возбуждения ионы. Наконец, Батайон (стр. 329) придает каталитическое (см. стр. 40) значение ядерному веществу лейкоцитов, вносимому в яйцо в его опытах с уколом, а также отчасти, может быть, и обезвоживанию, вызываемому выступлением жидкого содержимого при уколе. С этой точки зрения влияние живчика может быть рассматриваемо, как каталитическое и обезвоживающее. Не вдаваясь в критику этих теорий (см. Delage et Goldsmith, 1913), отметим, что разнообразие агентов, дающих один и тот же результат, заставляет думать, как это предполагал в свое время Тихомиров, что при оплодотворении мы имеем дело с тем явлением, которое физиологи обозначают термином «возбуждение», и что теория оплодотворения тесно связана с теорией возбуждения, которая далека от завершения.

Таким образом, многие явления, вызываемые живчиком, а именно: появление оболочки оплодотворения, ускорение выделения редукционных телец и, наконец, самый толчок к делению яйца, — все это может быть вызвано искусственно. Покуда не может быть речи об искусственной замене самой сущности оплодотворения, обуславливающей сочетание наследственных свойств отца и матери. Отметим еще некоторые отличия между развитием яйца под влиянием искусственного раздражения и под влиянием настоящего оплодотворения. Лёбу (Loeb, 1914) удалось, вызвав искусственно развитие неоплодотворенного яйца морского ежа (*Strongylocentrotus*), изолировать отдельные бластомеры и оплодотворить их живчиком того же ежа: бластомеры одевались оболочками и снова дробились. Гербсту (Herbst, 1910) тоже удалось, вызвав деление яйца морского ежа на два слабой кислотой, оплодотворить одну из бластомер живчиком другого вида и получить личинку, часть клеток которой имела гаплоидные, а другая — диплоидные ядра. Первая, очевидно, развилась из неоплодотворенной бластомеры, и вторая — из оплодотворенной.

Яйца другого ежа (*Arbacia*), после того, как подверглись искусственному раздражению, переносились в морскую воду с хланистым натрием и снова возвращались в состояние покоя, а по оплодотворении начинали снова развиваться. Хотя живчики, как мы видели (стр. 321), проникают в бластомеры оплодотворенного яйца, но в общем повторное оплодотворение невозможно, как и невозможно вернуть оплодотворенное яйцо к первоначальному состоянию, имевшему место до оплодотворения¹⁾.

Затем выше мы уже отмечали, что полученные путем искусственного партеногенеза личинки и особи отличаются склонностью к аномалиям, и кроме того, они вообще не живучи. Леви (Levy, 1912) из 800 яиц амфибий, следуя методу Батайона, получил

¹⁾ Вилклер (1901) утверждает, что безъядерные обрывки уже оплодотворенных, но еще не начавших дробиться яиц морского ежа могут быть оплодотворены еще раз, но бластомеры оплодотворенного яйца, хотя в них проникают иногда живчики, не могут быть оплодотворены ни в каком случае. Делаж (1899—1901) отрицает и первое из этих утверждений: в безъядерные обрывки оплодотворенного яйца живчики могут проникать, но развития не происходит.

24 зародыша, из коих вышло 11 головастика, причем частью уродливых, и из них всего 2 лягушки, из которых одна жила три дня, а другая—месяц. Личинки иглокожих, полученные искусственным партеногенезом, отличаются наклоном к асимметрии, вдвое меньше нормальных, превращения их замедлены (Shearer а. Lloyd, 1912) а в течение своих многолетних опытов Делаж получил всего 3 личинок, давних ежей, из коих только два жили 2 месяца, а один, правда, несколько лет. Один из ежей был аномальный: шестилучевой, а не пятилучевой. Замечательно, что во всех случаях, когда можно было определить пол таких ежей, они были самцами; преобладал мужской пол и у головастика (Loeb, 1918), а бабочки—самцами и самками (Lécaillon, 1917; Goldschmidt, 1917) (см. главу VI). В большинстве случаев, по крайней мере в начале развития, клетки девственно развившихся особей имели половинное число хромосом, чем и объясняется малая величина их клеток и их самих. Точно также некоторые отклонения были замечены при девственном развитии тутового шелкопряда (Тихомиров, 1902), иглокожих (Wilson, 1901), червей и др., в виде неправильностей кариокинеза, замедления деления ядер и т. п.

Самое замечательное явление наблюдалось при девственном развитии яиц червей, а именно у Chaetopterus (Lillie, 1902) и Amphitrite (Fischer, 1901) в зависимости от влияния хлористого кальция (у первого), хлористого кальция и встряхивания (у второго). Получалась типичная для этих форм личинка—трохофора, но деления клеток при таком развитии не происходило, и клеточные границы у личинки не были выражены, так что вся личинка представляла в сущности одну дифференцированную многоядерную клетку (стр. 169).

Пфлюгер (1879) оплодотворял яйца съедобной лягушки (*Rana esculenta*) живчиками другого вида (*Rana fusca*), а также живчиками жаб и тритонов, при чем хотя Пфлюгер не получил помесей, но впервые констатировал тот замечательный факт, что яйца лягушки, оплодотворенные живчиками жабы, принадлежащей к другому семейству, и живчиками тритона, принадлежащего к другому отряду, чем лягушка, проходят первые стадии развития.

Опыты Анпеллѳа (Appellöf, 1896) говорят за то, что первые стадии развития могут проходить и яйца некоторых рыб, будучи оплодотворены молоками даже весьма удаленного вида. Так, ему удавалось оплодотворить икру камбалы молоками трески, т.-е. двух рыб различных подотрядов, а также получить ряд подобных же данных с другими рыбами. Яйца при этом проходили дробление, как и нормально оплодотворенные, но потом развитие останавливалось. Точно также яйца *Fundulus heteroclitus*, будучи оплодотворены живчиками *Menidia notata*, сначала развиваются нормально и иногда даже достигают до стадии, в которой появляются глаза, хотя большинство уже в стадии гаструлы представляет ненормальные отклонения (Moenkhaus, 1904). Сходные результаты получил и Лёб (Loeb, 1910), Ньюман (Newman, 1917) на некоторых других морских рыбах.

Моргану удалось (1893) оплодотворить живчиками морского ежа (*Arbacia*) яйца морской звезды (*Asterias*), и эти последние развивались, прошли стадию бластулы и даже гаструлы, более напоминая по виду при этом нормальные яйца морских звезд, чем таковые ежей. Это почти так же удивительно, как если бы удалось оплодотворить яйца млекопитающего живчиками птицы или наоборот, ибо морской еж и звезда, хотя принадлежат к одному типу, но к разным классам, так что расстояние между ними почти то же, что между млекопитающим и птицей. Дальнейшего развития яиц в опыте Моргана не последовало. Однако, опыты эти удаются с трудом и сравнительно редко.

Партеногенез
оплодотворен-
ных яиц.

Яйца животных очень часто содержат в себе вещества (токсины), убивающие чужие живчики или, если не убивающие, то, по крайней мере, их склеивающие (агглютинирующие) и лишаящие способности к движению, необходимому в большинстве случаев для оплодотворения.

Так, яйца морских звезд содержат вещество, убивающее живчики ежа, и в яйцах ежа тоже имеется вещество, убивающее живчики звезды (Dungern, 1902; Сушкин, 1904) или агглютинирующее чужие живчики (Lillie, 1913). Затем оказалось, что действие этого ядовитого для живчиков морского ежа вещества может быть устранено, если прибавлять в морскую воду, где находятся яйца морской звезды, кровяную сыворотку кролика, слабую щелочь или угольную кислоту. Последний результат достигается сам собой, если в воде много водорослей, которые выделяют угольную кислоту, как и все зеленые растения, при действии света. Тогда оплодотворение делается возможным (Loeb, 1903). Жидкости эти, главным образом влияют на живчика, делая его нечувствительным к яду, но хлористый стронций влияет на яйца ежа и делает их способными к оплодотворению живчиками звезд. Лёбу (Loeb, 1903 и 1910) удалось оплодотворить яйца морского ежа живчиками морской звезды, офиуры и даже голотурии (Cusumaria), а Годлевскому (Godlewski, 1905) — живчиками морской лилии (Antedon). Лёбу удалось в своих опытах получить не только первые стадии развития, но даже характерную для морских ежей личинку (pluteus).

Во всех случаях личинка и зародыш носили чисто материнский характер. Возник вопрос, действительно ли во всех этих опытах происходило оплодотворение, или же семенная жидкость действовала просто как раздражитель при искусственном партеногенезе (Vignier, 1902). Решение вопроса дали наблюдения Годлевского (Godlewski, 1906) и главное Купельвизера (Kupelwieser, 1912). Годлевский при оплодотворении яиц ежа живчиками лилии наблюдал процесс оплодотворения, сопровождавшийся соединением ядер, но все-же развитие дальше гастролы не шло, и лишь 2% яиц давали личинку ежа. Позже, при оплодотворении яиц ежа живчиками червя Chaetopterus и моллюска Dentalium, Годлевский (1911) выяснил, что, хотя соединение ядер и происходит, но мужской хроматин выделяется в плазму и распускается, так что при дальнейшем развитии он роли не играет, да и развития обыкновенно не происходит, если не подвергнуть яйца действию гипертонического раствора ¹⁾. Лёб и Купельвизер оплодотворяли яйца морского ежа живчиками моллюсков и получили характерную для ежей личинку, т. е. и здесь развитие носило чисто материнские черты, а микроскопическое исследование показало, что при таком оплодотворении центрозома живчика мидии (Mytilus) дает начало центрозомам первой кардиокинетической фигуры, как при нормальном оплодотворении, но ядро живчика участия не принимает в процессе, хотя и остается в яйце, и потом его можно заметить

¹⁾ Замечательно, если действовать на яйца ежа спермой ежа и червя Chaetopterus, то они не вызывают ни образования оболочки оплодотворения, ни других последствий (Godlewski, 1910, 1911), и такой антагонизм различных сперм, повидимому, явление общее (Herlant, 1912).

в одной из бластомер. Впрочем, в некоторых случаях, как, напр., при оплодотворении яиц ежа *Strongylocentrotus* живчиками асцидии *Ciona*, нельзя различить и лучистости, вызываемой живчиком, хотя яйца могут давать гастролу и личинок (Herwerden, 1912). Не наблюдается лучистости и при оплодотворении яиц жабы живчиками тритона (Bataillon, 1910). Повидимому, и в этих случаях живчик играет роль просто возбудителя. Действительно, при скрещивании отдаленных форм амфибий получаются карликовые головастики с гаплоидным числом хромосом или с диплоидным вследствие саморегулирования, но во всяком случае развившиеся девственно (Günter Hertwig, 1918). Еще ранее этого Бовери и Тейхман при оплодотворении яиц морского ежа *Echinus* его же живчиками, но обработанными щелочами, наблюдали в сущности то же самое.

А потом Гертвиг и его ученики применили на живчиках действие радия и мезотория, а также обрабатывали живчики солями стрихнина, хлорал-гидратом и метиловой синькой (Hertwig, O., 1910, 1911, 1912; Hertwig, G., 1911, 1912; Hertwig, G. u. P., 1913). Если взять яйцо лягушки и оплодотворить его слабо радионизированными живчиками, то получаются аномалии, число коих в известных пределах возрастает при удлинении времени радионизирования, но за известным пределом число аномалий падает и, наконец, получаются нормальные, хотя малой величины и слабые, головастики с половинным числом хромосом в ядрах. Аналогичные явления замечаются и при химическом действии названных выше веществ. Если брать при этих опытах яйца одного вида и живчики другого вида лягушки, яйца лягушки и живчики жабы или наоборот, яйца тритона и живчиков саламандры, то во всех этих случаях, если вредное влияние на живчики было слабым, развитие скоро замирало, если же вредное влияние было достаточным, получались такие же, как и в выше описанном случае, слабые головастики. Сходные результаты были получены на рыбах (Orgemann, 1913).

Объяснить эти факты легко, если допустить, что в случае получения большого числа аномалий и остановки развития, хроматин живчика, хотя и подвергшийся вредному влиянию, участвует в оплодотворении, а в случае получения нормальных, но слабых головастиков — хроматин живчика был окончательно парализован, и развитие шло девственно. Живчик же при этом стимулировал развитие, как и лейкоциты в опытах Батайона. Аналогичные результаты получаются, если радионизировано будет яйцо до оплодотворения. Все эти случаи приводят нас к заключению, что, во-первых, центрозома при определении наследственных свойств потомства никакой роли не играет и может быть поэтому заменена центрозомой весьма далеко стоящего животного, и что вносимое ею и живчиком вообще стимулирующее вещество однородно, может быть даже во всем животном царстве, как это и высказывали Батайон и Делаж. Поэтому-то и возможна замена стимулирующего действия живчика таковым весьма отдаленного животного. Возможно, что в тех случаях, когда при скрещивании особей разных видов, получается потомство с исключительно материнскими или реже исключительно отцовскими чертами, как это неоднократно наблюдалось (Hertgen-Kroeger, 1883, у амфибий;

Driesch, 1898, у морских ежей и др.), мы имеем в сущности развитие при участии лишь одного из двух ядер: материнского или отцовского, ибо другое ядро могло подвергнуться дегенерации и вообще не участвовать в оплодотворении, как это давно предполагал Жиар (Giard, 1899). Естественно, что в таких случаях клетки тела этих гибридов должны иметь, по крайней мере в начале развития, половинное число хромосом, но при дальнейшем развитии возможно увеличение этого числа путем саморегулирования (стр. 350). Бальцер (Baltzer, 1909) показал, что у ежей при оплодотворении яиц *Strongylocentrotus* живчиками *Sphaerechinus* во время первых фаз дробления $\frac{3}{8}$ мужского ядра (15 хромосом из 18) удаляется. По Тенненту (Tennent, 1912) при оплодотворении яиц *Hippopus* живчиками *Toxopneustes* удаляется $\frac{1}{2}$ мужского ядра, а при оплодотворении яиц *Arbacia* живчиками *Toxopneustes* удаляется как часть мужских, так и часть женских хромосом. Но при обратном оплодотворении яиц *Sphaerechinus* живчиками *Strongylocentrotus* все хромосомы удерживаются и получается особь гибридного характера. Тоже доказывают для гибридов бабочек (Federley, 1914; Harrison a. Doncaster, 1914; Morris, 1914) и для гибридов рыб (Pinney, 1918). Подобное исчезновение части хромосом наблюдается и на оплодотворенных безъядерных обрывках (см. ниже). Таким образом удаление у гибридов части отцовских или материнских хромосом может быть поставлено в связь с проявлением и преобладанием отцовских или материнских черт у потомства. Наконец, возможно допущение, что подобное явление дегенерации одного ядра, вероятнее всего мужского, по каким-либо причинам может иметь место и при оплодотворении яйца живчиком своего вида, и даже у высших животных, напр., у млекопитающих. Поэтому-то Делаж (1913) и считает возможным развитие потомства при участии одного женского ядра т. е. собственно партеногенетическое, даже у человека.

Мерогония.

Под именем мерогонии разумеют развитие зародыша не из всего яйца, а из его части, и притом не содержащей ядра, что возможно только при участии мужского ядра. Полученные встряхиванием безъядерные обрывки яиц подвергают оплодотворению. Точно также могут быть оплодотворены обрывки уже оплодотворенных, но не разделившихся еще яиц (стр. 353). Получившие мужские ядра обрывки начинают развиваться, как целое яйцо, и могут дать карликовых личинок. Такие опыты были произведены Бовери и др. над морскими ежами (Boveri, 1888, 1889, 1895; Seeliger, 1804; Morgan, 1895). Подобное же явление наблюдалось Делажем (1899) у червей (*Lanice*) и моллюсков (*Dentalium*). Делаж получал разделением неоплодотворенного яйца и оплодотворением обрывков из одного яйца 2 и 3 зародышей. Даже $\frac{1}{37}$ яйца обладает еще способностью давать зародыша ¹⁾.

Все это показывает, что мужские элементы способны к дальнейшему развитию подобно женским и, если живчик не дает новой особи, то только

¹⁾ Впрочем оплодотворение безъядерного обрывка далеко не всегда ведет к образованию зародыша: иногда дело ограничивается только дроблением обрывка или даже только делением вошедшего в него мужского ядра (Prowazek, 1900).

потому, что ему не достает питательного запаса, а если мы дадим этот запас в виде протоплазмы яйца, хотя бы лишенной женского ядра, то живчик также может дать новую особь, как и яйцо. Одним словом, мы имеем дело с явлением девственного развития мужских элементов, т. е. мужского партеногенеза, свойственного и простейшим, у которых микрогамета, как это наблюдалось, напр., у *Sporozoa* (*Adelea ovata*, по Седлецкому, 1896), может дать новую особь без копуляции с макрогаметой. Но нас сейчас интересует другая сторона вопроса.

Бовери раздроблял яйца морского ежа одного вида и оплодотворял его живчиками другого вида, причем живчики оплодотворяли и безъядерные обрывки. Такие обрывки с одним мужским ядром развивались, но из них выходили мелкие личинки, которые несли исключительно черты отцовского вида. Таким образом, удаление женского ядра устраняло все материнские черты. Однако, эти опыты нуждаются еще в проверке, ибо против них были сделаны возражения ¹⁾.

Спорным является вопрос, действительно ли участие протоплазмы яйца несколько не влияет на потомство и наследственные свойства передаются исключительно ядром, как это можно думать на основании этих опытов.

Зеелигер и др. (Seeliger, 1894; Scheerer, Morgan, Fuchs, 1911) указывают на то, что личинки, полученные скрещиванием разных видов, т. е. гибридные, вообще варьируют в своих признаках и, при крайнем отклонении в сторону отца, могут быть приняты за чисто отцовские. Вернон (1909) утверждает, что у морских ежей степень приближения ублюдка к отцовскому или материнскому типу весьма варьирует по временам года, т. е. зависит от состояния и степени зрелости половых продуктов того и другого пола при скрещивании (ср. Koehler, 1916), хотя вероятнее, что главным фактором, колебаний в данном случае, как и для нормальных личинок (Peter, 1911), являются температура и другие условия развития, как это утверждают Гербст, Донкастер и др.

В некоторых случаях (при скрещивании *Strongylocentrotus purpuratus* и *S. franciscanus*) всегда преобладают у личинки материнские черты, независимо от того, к какому виду принадлежит отец и мать (Loeb, King и Moore, 1910). Но бывает и обратное явление.

Так, при скрещивании двух родов морских ежей *Toxopneustes* и *Hippopneustes*, преобладает у личинок характер р. *Hippopneustes*, будет ли этот род представлен самцом или самкой — безразлично, но если уменьшить щелочность воды, то начинают преобладать черты р. *Toxopneustes* (Tennent, 1910). Но самым сильным аргументом в пользу значения протоплазмы для передачи наследственных свойств является опыт Годлевского (1906), который, оплодотворив безъядерный обрывок яйца морской звезды живчиком

¹⁾ В посмертной работе Бовери (1918) признает, что часть обрывков в его опытах не была на деле безъядерной и содержала части женского ядра, насчет когдо развития могло идти девственно. Но при скрещивании более близких форм (яйца *Paracentrotus* и сперма *Paracentrotus*) ему удалось получить оплодотворение безъядерных обрывков спермой другого вида, давших карликовых личинок.

морской лилии, получил гаструду, построенную по типу таковой звезды. Во всяком случае, ядро является, если не исключительным, то главным носителем наследственных свойств.

Полиспермия.

Сколько живчиков участвует в оплодотворении?

Нормально один, и мы видели, что оболочка, выделяемая при оплодотворении, обыкновенно устраняет возможность вхождения многих живчиков, или полиспермии.

Но, если яйцо перезрело или было подвергнуто влиянию некоторых веществ, как хлорал, хинин, никотин и др. (R. u. O. Hertwig, 1886), то выделение оболочки может задержаться, и в яйцо входит иногда несколько живчиков. Ядро одного из них может соединиться с женским, а ядра прочих могут начать делиться самостоятельно, представляя таким образом случай

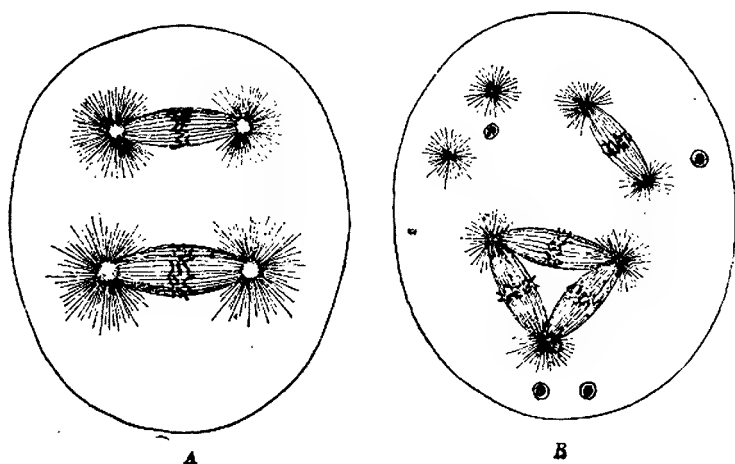


Рис. 299. Полиспермия у ланцетника. А — в яйцо вошло два живчика: один живчик образовал с женским ядром каркинетическую фигуру, а другой излишний живчик начал делиться и образовал вторую, несколько меньшей величины, каркинетическую фигуру; В — в яйцо вошло несколько живчиков: образовалась мультиполярная фигура, вследствие соединения нескольких из них с женским ядром; один живчик делится, а около некоторых появились звездчатые фигуры. Из Львова.

мужского партеногенеза (рис. 299, А). Иногда с женским ядром сливается не одно, а два или даже более мужских ядер, причем образуются так наз. мультиполярные фигуры (рис. 72), и яйцо может сразу разделиться не на две, а на 4 части (рис. 299, В). Такие эксперименты производились на разных животных, но наиболее удобными объектами являются яйца морских ежей и амфибий.

По Бовери (1902), если такое оплодотворенное несколькими живчиками яйцо морского ежа начинает развиваться, то хромозомы при этом распределяются неправильно, а так как для нормального развития необходима наличность всех хромозом в клетке (стр. 95), то получаются зародыши асимметричные и редко развивающиеся далее гаструды. Детальнее эти процессы были изучены Браше (Brachet, 1910) и Герланом (Herlant, 1911) на лягушке, у которой, в случае вхождения двух (диспермия), трех (триспермия) и более (иногда до 100) живчиков один сливается с женским ядром,

а прочие делятся самостоятельно. Бластомеры могут содержать по два ядра (одно оплодотворенное, а другое чисто мужское или даже, при триспермии, оба чисто мужских). Вообще распределение хромозом может быть весьма неправильным. Так стадии четырех бластомер одна содержит 10 хромозом, другая — 26, третьи 6, четвертые — 12. Но клетки более взрослых зародышей уже содержат по одному ядру. Очевидно, происходит саморегулирование. Вообще дробление и развитие идет неправильно: одноядерные клетки меньше; образуются многоядерные инертные массы, которые мешают развитию; зародыши часто асимметричны, и только ничтожная часть дает неживучих головастиков. Бовери исходит из того предположения, что, так как женские хромозомы распределяются при этом между двумя или более живчиками, то появляются клетки с неполным числом женских хромозом и потому ненормальные. Из наблюдений Браше и Герлана следует, что часть клеток содержит женские оплодотворенные ядра, а часть только мужские (и они-то вдвое меньше), т. е. зародыш отчасти является девственного характера, а следовательно и причины, вызывающие аномалии и неживучесть молоди, надо думать, те же, что у особей, развившихся искусственно партеногенетически, и едва ли эти причины могут быть при настоящих наших сведениях точно указаны.

Развития близнецов или двойных уродств при полиспермии во всяком случае не происходит. Эта полиспермия может быть названа патологической, но рядом с ней встречается полиспермия, представляющая нормальное явление, или физиологическая.

У некоторых животных, напр., у акул и скатов (Rückert, 1891), у пресмыкающихся (Oppel, 1891; Nicolas, 1900), у птиц (Blount, 1909; Patterson, 1910) наблюдалось проникновение многих живчиков в яйцо как нормальное явление. Так у одной акулы (*Pristiurus*), по Рюккерту (1899), входит в яйцо до 46, у ската (*Torpedo*) — до 56 живчиков. В оплодотворении все-таки участвует один живчик, а прочие частью гибнут, частью идут на образование особых клеточных элементов, не принимающих участия в образовании зародыша, но помогающих усвоению желтка (мероцитов), почему физиологическая полиспермия и встречается у тех животных, конх яйца богаты желтком. Итак, нормальное оплодотворение есть слияние одного яйца с одним живчиком.

По отношению к растениям можно считать доказанным, что самооплодотворение в нных случаях ведет к бесплодию, а в большинстве случаев настолько вредно, что выработался целый ряд приспособлений, дабы устранить возможность этого акта, хотя все же самооплодотворение встречается, как постоянное явление, у некоторых водорослей, как оно встречается и у простейших (стр. 110). У гермафродитных Metazoa, как мы видели (стр. 297), выработалась тоже в некоторых случаях разновременность созревания половых продуктов, устраняющая возможность самооплодотворения, а также встречается и перекрестное оплодотворение, при коем обе гермафродитные особи функционируют как самка и как самец одновременно, оплодотворяя взаимно друг друга. В отдельных случаях, однако, самоопло-

Самооплодотворение.

дотворение, как правило, существует у Metazoa. Иногда оно имеет место там, где приходится природе делать выбор между невозможностью оплодотворения и самооплодотворением. Так, у ленточных паразитических глист (рис. 147), у которых легко может случиться, да и случается, что в кишечнике хозяина особь находится в единственном числе, наблюдается самооплодотворение. При этом было не только наблюдаемо, что совокупительный аппарат данного членика введен в женское половое отверстие другого членика, но иногда видели, что он вставлен в женское отверстие того же самого членика.

У некоторых мшанок развитие яиц происходит в особых замкнутых полостях, и яйца могут быть оплодотворены только путем самооплодотворения. У свободноживущих круглых червей также наблюдалось самооплодотворение в течение 50 поколений и при этом без заметных признаков дегенерации (Маурас, 1900).

У легочных моллюсков, у которых, хотя яйца и живчики развиваются в одной и той же гонаде, но все же нормально происходит перекрестное оплодотворение, некоторые допускают, на основании косвенных соображений, возможность и самооплодотворения (Simroth, 1901; Lang, 1913). Опыты, произведенные над асцидиями, дали различные результаты: у *Ciona intestinalis* яйца и живчики созревают одновременно, плавают вместе в одной и той же полости, но самооплодотворения не происходит, даже если в воду прибавить эфира, который будто бы стимулирует самооплодотворение у других асцидий (Morgan, 1904). У *Ciona* при самооплодотворении развивается лишь очень небольшой % яиц, тогда как у *Phallusia mamillata* и *Molgula muhaltensis* при самооплодотворении яйца развиваются так же хорошо, как и при перекрестном оплодотворении. Повидимому, как и у простейших, так и у Metazoa нельзя установить общего правила, хотя все же самооплодотворение — явление весьма редкое в животном царстве.

Скрещивание
родственных
особей.

Самооплодотворению противопоставляется оплодотворение другой особью, или скрещивание, которое может происходить с особью родственной или неродственной.

Вопрос о значении родственных скрещиваний находится почти в таком же положении, как и вопрос о значении самооплодотворения. Имеются указания практиков на вредное влияние родственных скрещиваний, особенно убедительные, например, по отношению к свиньям. Так Говард сообщает о свиноводке Гобсе, который, разводя в течение 25 лет одну свиную породу путем родственных скрещиваний, получал, несмотря на отбор, особей мало плодovitых, плохо сложенных или обладающих многими пороками (Кулешов, 1915). Но рядом с этим имеются и обратные показания. Особенно у птицеводов (в частности по отношению к голубям) многочисленны примеры разведения породы от брата и сестры. Практики объясняют различие в результатах свойствами обоих родителей: если недостатки родителей сходны, то они, естественно, усиливаются в потомстве; если — различны, наоборот, уравниваются (Кулагин, 1915). Историки указывают на персидскую династию Аббасидов и египетскую Птолемею, давших, несмотря

на кровные браки, ряд выдающихся государей. Первые из этих данных подтверждаются и опытами над скрещиванием в течение нескольких поколений родственных животных, а именно, над крысами (Ritzema Bos, 1884) и мышами (Guaita, 1900). Родственное скрещивание у крыс ведет к уменьшению величины рождаемых детенышей, к прогрессивному уменьшению числа последних, а в конце концов, может быть, и к бесплодности, хотя особого предрасположения потомства к болезням или уродствам не замечалось. Уменьшение плодовитости замечалось и при родственных скрещиваниях у мышей. У лошадей и кроликов плодовитость при родственных скрещиваниях не уменьшается, но смертность между потомством, полученным при таких скрещиваниях, увеличивается, и потомство является более слабым (Ewart, 1901). С другой стороны имеются тоже экспериментальные данные, говорящие за то, что у некоторых, по крайней мере, животных родственное скрещивание не оказывает вовсе вредного влияния на потомство. Под руководством Кэстля производились опыты над виноградной мухой (*Drosophila*), которая в три года дала от брата и сестры 50 поколений (следовательно, опыт в применении к человеку должен был бы длиться приблизительно от Рождества Христова до нашей эры), и при таком чисто родственном скрещивании понижение плодовитости было весьма незначительно, а путем отбора потомков наиболее плодотворных пар удалось даже повысить плодовитость (Castle etc., 1906).

Очевидно, что вопрос должен разрешаться для каждого вида в отдельности и, может быть, только впоследствии, с накоплением материала, удастся установить более общие точки зрения.

Что оплодотворение играет чрезвычайно важную роль, явствует из того обстоятельства, что оно входит в цикл развития громадного большинства животных и, при способности того или другого животного к бесполому размножению, приводит к чередованию его с половым. Среди Metazoa мы не знаем таких, которые исключительно размножались бы бесполом путем, но есть указания на возможность беспредельного девственного размножения, т.е. постоянного партеногенеза (см. ниже). Однако, при естественном партеногенезе, как мы видели (стр. 326), обыкновенно второй редуционный пузырек или возвращается обратно, или вовсе не выделяется, и таким образом его ядро и центрозома заменяют собой таковые живчика, почему партеногенез и сравнивают с автогамией простейших (стр. 111). Повидимому, в оплодотворении, как и в конъюгации или копуляции простейших (стр. 120), все же есть некоторое обновляющее влияние, которое обусловливается главным образом перестройкой ядерного вещества, почему мы не можем отрицать этого же значения, хотя, может быть, в более слабой степени за редуционным процессом, сопровождающимся тоже перестройкой ядерного вещества. Как у простейших такая перестройка может происходить не только при копуляции и конъюгации, но также при автогамии и при обновлении ядра во время депрессий и инцистирования, так и у Metazoa это обновление может происходить не только при оплодотворении, но и при партеногенезе и редуционном процессе. В чем сущность этого обновления — мы сказать не можем, но едва ли возможно и отрицать его.

Значение
оплодотворе-
ния и скре-
щивания.

Другой вопрос — это о значении скрещивания. По прежнему воззрению (Дарвин, Спенсер и даже Гертвиг) — скрещивание, при котором могут соединяться признаки противоположные отцу, взаимно уничтожающиеся, сглаживает и ослабляет индивидуальные колебания, вызывая, однако, их укрепление лишь в том случае, если данное отклонение было одинаково присуще как отцу, так и матери, но и то, как утверждает Гальтон, все же понижая его до известной степени. Однако, эта сторона вопроса получила теперь совсем иное освещение и мы ее рассмотрим в другом месте (см. главу IX). Оплодотворение, обуславливая сочетание мужских и женских наследственных свойств, в то же время ведет к возникновению новых наследственных признаков, и в этом видит главную сущность процесса.

Если возникновение новых наследственных признаков обуславливается главным образом перестройкой ядерного вещества, то, так как эта перестройка происходит и при редукции, и при сочетании второго редукционного тельца с женским ядром при партеногенезе, возникновения новых признаков мы можем ждать и при партеногенезе.

Индивидуальные отклонения, вызываемые, как и у простейших, влиянием условий на организм во все фазы его существования, т.е. начиная от существования в виде половых клеток вплоть до самой смерти, наблюдаются как при гамогенезе, так и при партеногенезе. Значительные индивидуальные отклонения наблюдались еще в 1862 году Н. Вагнером у личинок двукрылого насекомого *Miastor*, размножающегося девственно в личиночном состоянии (см. ниже: педогенез). Многочисленные индивидуальные колебания наблюдаются при девственном размножении дафнид (Warren, 1902 и др.), но эти колебания, повидимому, не наследуются (Woltreck, 1909). Относительно возникновения наследственных отклонений при партеногенезе вполне определенных указаний мы не имеем. Первоначальное предположение Вейсмана, что при партеногенезе не возникает вообще отклонений, было оставлено им самим после того, как ему удалось наблюдать две довольно резко выраженные и, повидимому, наследственные вариации тоже у низшего ракообразного *Cypris reptans* (из *Ostracoda*), размножавшегося исключительно девственно в течение многих лет (см. ниже). По с точки зрения современных представлений эти опыты были обставлены недостаточно чисто, и этот случай может быть истолкован в смысле проявления особенностей, находившихся у родителей в скрытом состоянии. В некоторых случаях, как, например, у *Simoscephalus vetulus* из дафнид, наблюдается иногда при партеногенезе, действительно, лишь простое перенесение признаков самца на самку, сопровождающееся иногда гермафродитизмом или недоразвитием полового аппарата (Banta, 1916). Эти отклонения могут наследоваться в течение ряда поколений, но могут и исчезнуть в одном из поколений, оказывающемся нормальным. Но другие исследователи описывают при девственном размножении дафнид возникновение новых наследственных изменений (Agar, 1912, 1914; см. Gruber, 1913), и даже наследуемых аномалий (Kuttner, 1913). Во всяком случае возникновение наследственных отклонений при партеногенезе надо считать возможным.

При неполноте и противоречивости имеющихся немногих фактических данных, можно все-таки думать, что в смысле возникновения наследственных уклонений, как у Protozoa, так и у Metazoa, наилучшие результаты дает скрещивание особей неродственных, скрещивание особей родственных дает худшие результаты, а автогамия и партеногенез еще меньшие. Кроме того, всякое скрещивание, естественно, сопровождается соединением наследственных признаков отца и матери в потомстве в том или другом сочетании. Изучение же результатов скрещивания особей различных видов, подвигов и т. д., как увидим, проливает нам свет и на сочетание признаков отца и матери и вообще на наследование при скрещивании особей однородных. Служа источником возникновения новых наследственных признаков, оплодотворение в то же время, как и конъюгация у простейших, влечет за собой исчезновение в потомстве тех индивидуальных особенностей, которые были приобретены животным в течение жизни под влиянием внешних условий. Выясняется, что у Metazoa, как и у Protozoa существуют длительные модификации (стр. 115), т.-е. такие вызванные условиями уклонения, которые иногда передаются нескольким ближайшим поколениям, а потом все-таки исчезают. Однако, перенося этот термин, установленный для Protozoa, на многоклеточных, надо помнить, что самое явление не совсем тождественно у этих двух групп: у простейших длительные модификации после первой гамогонии иногда исчезают, а у многоклеточных они исчезают лишь после нескольких гамогоний в одном из последующих поколений. У простейших конъюгация по большей части (хотя тоже не всегда) влечет за собой исчезновение длительных модификаций, а у многоклеточных каждое оплодотворение вызывает лишь ее ослабление. При девственном размножении дафнид, некоторые исследователи описывают наследование изменений, вызванных внешними условиями (Agar, 1912 и 1914). Возможно, что в этом случае, как и в других, ему аналогичных, наблюдатели имели дело с длительными модификациями.

Таким образом, половой процесс, а именно, главным образом, вероятно, перестройка ядерного вещества, его сопрядающая и имеющая место и в других случаях, все-таки влечет за собой некоторое физиологическое обновление организма, у многоклеточных явно имеющее значение стимула к делению яйца, вследствие внесения живчиком центрозома, но не лишнее, вероятно, этого значения и у простейших; далее, эти процессы влекут за собой видоизменение наследственных свойств, вследствие соединения таких родителей и, вероятно, вследствие возникновения новых; наконец, эти процессы сопровождаются исчезновением индивидуальных особенностей и даже длительных модификаций. Все эти явления могут иметь место, хотя, вероятно, в различной степени, при всякой перестройке ядерного вещества, будет ли то при гамогенезе, или при партеногенезе и автогамии, а также при депрессии, инцистировании и т. п. явлениях.

Потомство двух особей разных подвигов, или рас, носит название Гибридизация помеси, или метиса, а потомство двух особей разных видов или еще более удаленных единиц — носит название ублюдка, или гибрида. Однако, в виду

условности всех наших подразделений, рациональнее говорить просто о гибридизации и о гибридах вообще. Обратимся сначала к имеющемуся фактическому материалу (см. Broca, 1859; Suchetet, 1896; Asckermann, 1898; Przibram, 1910; Богданов, 1914).

Условия
гибридизации.

Наши представления о гибридизации теперь настолько ушли вперед, что мы не можем, конечно, ожидать получить гибрида от кролика и голубя, как это делал Реомюр, описавший посягательство первого на второго. Теперь мы подобные проявления считаем за извращение половых инстинктов, однаково свойственное, как человеку, так и животным, у которых наблюдается онанизм, педерастия и т. п. явления. Спаривание между самцами нередко наблюдается у насекомых (Reuter, 1880—1881; Якобсон, 1898). Фере (1898) вызывал спаривание между самцами у майских жуков и шелковичной бабочки, изолируя самцов от самок.

Гибриды наблюдаются, прежде всего, в природе. Еще Пфлюгер наблюдал, напр., экземпляр жабы, на которой сидел самец лягушки *in copula*, а следовательно в природе встречаются скрещивания даже между весьма отдаленными формами, не могущие даже дать потомства (стр. 331). Кроме того, найден целый ряд гибридов, особенно среди насекомых, рыб и птиц, в совершенно естественных условиях.

На вопрос, почему гибриды не так часто встречаются в природе, как бы мы могли ожидать, пытается ответить Штанффус (Standfuss, 1893), изучавший гибридизацию у бабочек. Во-первых, очень часто родственные виды, между которыми мы могли бы ожидать скрещивания, даже если они и встречаются в одной и той же местности, все-таки появляются в половозрелой форме в разноможаются в различное время года и потому не могут встретиться. Во-вторых, самцы привлекаются к самкам (в притом не только у насекомых, но у млекопитающих, а может быть и у многих других животных) главным образом запахом, который насекомые, напр., ощущают, согласно опыту Райли (Riley) над японским шелкопрядом, иногда на расстоянии $1\frac{1}{2}$ мили. Если допустим, что запахи самок различных видов различны, то естественно, что самец одного вида не привлекается вовсе самкой другого, и шансы встречи их весьма невелики. Наконец, в-третьих, препятствием для скрещивания может оказаться различная величина и строение органов совокупления, что делает невозможным самое оплодотворение яйца естественным путем. По словам Рейтера (1880—81) среди насекомых часто встречаются гибриды у видов, отличающихся особенной пылкостью и страстностью, а эти черты тем резче, чем короче существование насекомого в его половозрелой форме (*imago*).

Вряд ли существует другой такой класс животных, у которого гибриды встречались бы в таком числе, как у птиц. Частое нахождение гибридов птиц в природе, а равно сравнительно легкое получение этих гибридов в неволе — тоже объясняется, вероятно, чрезвычайной страстностью птиц, особенно самцов, страстностью, перед которой бледнеет более или менее естественное отвращение одного вида к другому.

С этим последним явлением экспериментатору тоже необходимо считаться, особенно, когда приходится иметь дело с животными психически развитыми довольно высоко, как млекопитающие и птицы. При скрещивании, напр., осла и лошади, или чижика и канарейки, приходится прибегать к разным уловкам в роде завязывания глаз жеребцу или отсаживания на более или менее продолжительное время самца чижа от самки.

Конечно, чем ниже психика животного, тем менее играет роль это обстоятельство, и может быть поэтому гибриды нередки среди позвоночных у рыб, тем более, что у рыб в громадном большинстве случаев оплодотворение происходит вне тела матери: самка выпускает икру, а самец молоки, т. е. живчики. Если в одном бассейне находится несколько близких видов, нерестующих, т. е. мечущих икру и молоки, приблизительно в одно время, то весьма легко может случиться, что икра одного вида оплодотворится молоками другого.

Почти все из указанных препятствий могут быть устранены при получении гибридов путем искусственным. Этот способ применен впервые к рыбам в 1763 г. Якоби, но об этом позабыли, покуда этот способ не был вновь открыт в первой половине прошлого столетия Джоном Шау (Schau, 1837) и рыбаком Жозефом Реми (Remi, 1842). Способ этот

сводится к выдавливанию из рыбы икры и молок в сосуд с водой, а потом стал применяться способ «сухого» оплодотворения, т. е. при отсутствии воды, найденный нашим рыбоводом Врасским. Теперь, впрочем, опять возвращаются к более близкому к природе оплодотворению в воде.

Затем были выработаны некоторые приемы при опытах над гибридизацией у морских ежей Гертвигом (1885) и др.

Дриш (1898) пришел к убеждению, что индивидуальные особенности у морских ежей играют весьма большую роль. Яйца одной самки способны к гибридизации, а яйца другой самки того же вида неспособны и т. п. По Гертвику, получение ублюдков гораздо лучше удается не на свежем материале, а на материале, которого жизненная энергия несколько ослаблена, если, напр., брать икру не только что вынутую из тела ежа, а полежавшую день, два или три в морской воде. Гертвик думает, что именно подобным ослаблением можно объяснить большую наклонность одомашненных животных к произведению гибридов по сравнению с их дикими, живущими на свободе, родичами. Вообще свойственная яйцу, как мы видели (стр. 332), защитная способность против внедрения чужого живчика, при изменении нормальных условий или при одомашнении, повидимому, ослабевает. Однако, Вернон (1900) отрицает указанное значение продолжительного пребывания икры ежей в морской воде и говорит, что оно скорее уменьшает способность яйца к гибридизации.

Наибольший интерес заслуживает применение искусственного оплодотворения по отношению к млекопитающим и вообще позвоночным с внутренним оплодотворением, впервые сделанное Спалланцани около 1780 г. и в России в 1782 г. После этого этим вопросом занимались многие, но его значительно выдвинул вперед И. Иванов (1903, 1907 и др.), которому, с одной стороны, удалось получить таких гибридов, которых прежде не удавалось, как, например, от самца белой крысы и самки белой мыши, а с другой — дать этому способу практическое применение в коневодстве и скотоводстве. Конечно, эти приемы возможны только благодаря значительной живучести спермы. Но самым главным и самым важным условием гибридизации является известная степень родства между скрещиваемыми видами. Мы видели, что при оплодотворении яиц одного вида живчиками другого, далеко стоящего, вида можно вызвать начало процесса развития, но не образование гибрида. Последнее возможно лишь при известной близости скрещиваемых видов, и чем ближе они один к другому в систематическом отношении, тем легче, говоря вообще, достигается гибридизация, а скрещивание двух рас, как это каждый знает на домашних животных, по большей части плодовито. Но и здесь можно устанавливать правила только в общих чертах, ибо сама по себе гибридизация дело очень капризное. Живчики проникают в яйцо через поры оболочки, или, может быть, растворяя ее, или через микропиле. Если живчик не обладает способностью пробраться через оболочку, или если он по размерам своим не может проникнуть через отверстия, то, как ни близки два данных вида, — мы, очевидно, гибрида не получим. Стоит допустить, что условия для проникновения живчиков вида А в яйца вида В являются подходящими, а обратное явление — проникновение живчиков вида В в яйцо вида А — почему либо затруднено, то мы поймем, почему гибридизация между одними и теми же двумя видами то возможна, то нет, смотря по тому, которому виду принадлежит самец, которому — самка. То же самое допустимо по отношению к веществам яиц, убивающим или агглютинирующим чужие живчики (стр. 334). Выше были приведены случаи (стр. 332), из которых видно, что если даже удалось живчику внести хроматин далеко стоящего вида, то этот хроматин не уживается с хроматином яйца, а удаляется в протоплазму и, вероятно, растворяется. Такие случаи возможны и при скрещивании более близко стоящих видов. Таким образом, успешность скрещивания и даже проникновение живчика не гарантирует еще развития гибрида. Было высказано мнение, что иногда две расы, происшедшие, несомненно, от одного вида, могут при скрещивании все-таки не давать потомства. Дарвин приводит несколько таких случаев. Однако, не отрицая возможности подобного явления вообще, все же надо отметить, что некоторые из приводимых Дарвином данных теперь могут быть освещены с иной точки зрения.

Кролики, живущие на о-ве Порто-Санто, повидимому, не скрещиваются с обыкновенными кроликами, от которых они, по мнению многих, произошли. Но опыты были произведены, по мнению Сюште, в слишком небольшом размере, чтобы об этом можно говорить с полной уверенностью, а с другой стороны, рассказ о том, что кролики эти произошли от завезенных на остров в 1418 или 19 г. кроликов Гонзалесом Зарко, тоже требует подтверждения. Очень может быть, что мы имеем дело с особым островным видом, обособившимся от материкового гораздо ранее начала XV столетия. Наконец, утверждение, будто бы бразильская морская свинка, считаемая предком нашей европейской морской свинки, не скрещивается с ней, оказалось неверным, так как Неринг получил гибридов обоих этих видов при скрещивании в том и другом направлении, т. е. как от самца бразильского и нашей свинки, так и наоборот. В первом случае самцы бесплодны, а самки плодовиты (Detlevsen, 1912). Итак, мы должны быть очень осторожны, отрицая возможность скрещивания разных рас одного вида. Конечно, такие случаи возможны, но они вовсе не так часты, как думали сначала.

Гибриды и их
плодовитость.

Всего легче гибридизация удается между расами, или подвидами, одного и того же вида (напр., между породами домашних животных), труднее между разными видами (ворона черная и серая, тетерев косач и глухарь и др.), но еще труднее между формами, принадлежащими к разным родам (тетерев и рябчик, курица и фазан, окунь и ёрш и др.), а еще труднее и реже встречаются гибриды между формами, принадлежащими к разным семействам (пенелопа из сем. *Crasidae* американской фауны и фазан из сем. *Phasianidae* фауны Старого Света). В то время как гибриды, происшедшие от двух разновидностей и рас, отличаются плодовитостью, иногда даже повышенной, лишь очень немногие гибриды, происшедшие от разных видов, не говоря уже о потомстве более отдаленных форм, способны к безграничной плодовитости. Некоторые из них обладают ограниченной плодовитостью, а именно, чаще плодовиты среди гибридов только одни самки, а самцы даже не развивают половых продуктов, как это наблюдается у мулиц и у мулов, получаемых скрещиванием кобылы и осла, и лошачих и лошаков, получаемых от скрещивания ослицы и жеребца. Так обыкновенно самцы мулы не имеют вовсе живчиков. И. Иванов (1905), исследуя половые органы мужского гибрида домашней лошади и зебры, показал, что у него отсутствуют не только живчики, но семяобразовательные клетки (даже сперматогонии) (стр. 306), и высказал предположение, не обуславливается ли бесплодие мужских ублюдков у млекопитающих тем обстоятельством, что введение в тело матери чуждого ей семени вызывает в ее теле образование веществ (токсинов), убивающих живчики данного вида, подобно тому, как прививка бактериальных ядов вызывает в крови образование веществ, убивающих данные бактерии. Эти убивающие живчики токсины, проникая в тело развивающегося гибридного зародыша, убивают и в нем семяобразовательные клетки (ср. Tischler, 1911). Изучение развития живчиков у гибридов птиц, а именно, как в сем. куриных и голубиных, так и уток, показало, что при бесплодии самцов в иных случаях развитие живчиков сначала идет нормально, но происходит ранняя остановка его, а в других — наблюдаются ненормальности, вроде появления мультиполярных фигур и т. п. (Poll, 1907—1912; Smith, 1912; Guyer, 1912). Иногда, как, напр., у гибрида курицы и фазана, недоразвивается и яичник у самок (Poll, 1912). Впрочем, Гекке-

ром (Häcker, 1904) была сделана попытка и иного объяснения бесплодия гибридов на почве неспособности хромозом, принадлежащих особям различных видов к синапсису (стр. 306), но этого пункта мы коснемся ниже. Во всяком случае гибриды могут быть совершенно бесплодными. Другие видовые гибриды, напр., шакала и собаки, кролика и зайца, альпийского козла и домашнего, козла и овцы, озерной и ручьевой форели, плодовицы при скрещивании между собой. Насколько продолжительна эта плодovitость? Вот здесь мы не имеем покуда вполне определенного ответа. Повидимому, бесконечна плодovitость гибридов ручьевой форели (*Salmo fario*) и озерной (*Salmo lacustris*), но их многие ихтиологи считают подвидами одного и того же вида. В опытах над млекопитающими было получено только по нескольку поколений. Здесь мы можем говорить лишь о косвенных доказательствах. К числу таких доказательств принадлежит, по мнению многих, происхождение наших домашних животных. Многие из наших домашних животных, как, напр., коровы, свиньи, собаки, в сущности гибриды, однако, они плодятся и благополучно размножаются до наших дней; но уже было указано, что гибриды у домашних животных получаются гораздо легче, чем у диких.

Гибридизация беспозвоночных животных гораздо менее исследована, чем таковая позвоночных. Имеются указания на возможность получения гибридов при гамогонии простейших, а именно, двух разных подвигов жгутиконосца *Chlamydomonas* (Pascher, 1916). Описан целый ряд гибридов у насекомых, как-то: у бабочек, жуков, как, напр., гибриды двух видов водолюба (*Hydrophilus*) (Megušar, 1908), колорадского жука (*Leptinotarsa*) (Tower, 1906) и других. Описаны отдельные случаи у моллюсков, как, напр., полученные Лангом (1906) бесплодные гибриды двух видов садовой улитки (*Helix*) и несколько гибридов у морских ежей.

Беспозвоночные.

Штандфус (1893) пришел к заключению, что у бабочек встречаются в природе гибриды лишь между двумя видами, при чем иногда, в частности в р. *Saturnia*, при скрещивании самца вида А с самкой вида В получается убыток иной, нежели при скрещивании самца вида В с самкой вида А, иначе говоря, в результате обратного, для реципрокного, скрещивания получается гибрид с иными особенностями, чего при скрещивании подвигов одного вида никогда не наблюдается. Позже (1896) Штандфус показал, что у бабочек возможны гибриды не только между двумя, но и большим числом видов, так как гибрид двух видов может иногда давать потомство при скрещивании с третьим видом. Утверждение Штандфуса, что самец оказывает более сильное влияние при передаче своих видовых признаков, нежели самка, не соответствует нашим теоретическим представлениям на этот счет. Штандфус утверждает также, что виды более древние по происхождению при скрещивании с более новыми видами сильнее передают свои признаки гибриду, нежели эти последние.

Обратимся теперь к позвоночным. Рыбы довольно часто дают нам примеры гибридов, получающихся в естественных условиях, хотя все-таки далеко не так часто, как это можно было бы ожидать, принимая во внимание способ оплодотворения рыбьей икры.

Рыбы.

Действительно, имеется целый ряд форм, описанных сначала за самостоятельные виды, но оказавшихся, по ближайшему изучению, ублюдками других уже давно известных видов. Такие ублюдки наблюдались у карповых, лососевых, осетровых и др. рыб. Так, описанный ихтиологом Геккелем (Heckel) вид *Carpio kollarii*, по мнению Пекеля (Jaekel), — не что иное, как ублюдок карпа и караса. Некоторые виды р. *Abramidopsis*, по мнению того же Геккеля, представляют ублюдков леща и плотвы, при чем надо заметить, что эти рыбы относятся к двум различным родам. Уже давно было высказано Зибольдом предположение, что разнообразные вариации в окраске, наблюдающиеся у альпийской форели.

может быть, объясняются тем обстоятельством, что мы имеем дело с гибридами между ручьевой форелью (*Salmo fario*) и озерной (*Salmo lacustris*). Так как искусственное оплодотворение производится у большинства рыб с большой легкостью (стр. 342), то понятна при этом легкость получения гибридов, и действительно, Врасским в 1857 г., а потом и другими (сравни Knauth, 1895) получен ряд гибридов. При этом оказалось, что потомство форели ручьевой и озерной принадлежит к числу немногих безгранично плодовитых гибридов. Эти гибриды получили практическое значение, и Овербек разводил их в своем рыбозаводном заведении около Дюссельдорфа. Позже получены плодовитые гибриды европейского *Salmo salvelinus* и американского *S. fontinalis*. Фишер получил искусственно гибрида карпа (*Cyprinus carpio*) и золотой рыбки (*Cyprinus carassius auratus*), причем эти гибриды в 2½ года достигли ¾ фунта, т. е. по величине приближались к карпу. Интересно, что эти гибриды оказались менее чувствительны к холоду, чем карпы. Вследствие зимних холодов, у Фишера в зиму 79/80 года погибли все карпы (350 штук), а гибриды (300 штук)—все были целы и здоровы. Так как золотая рыбка тоже довольно чувствительна к холоду, то здесь мы встречаемся с интересной особенностью: ублюдок обладает сопротивлением холоду гораздо в большей мере, чем каждый из видов, его образовавших. Получены гибриды, притом представляющие различие при обратном (реципрокном) скрещивании, между окунем (*Perca fluviatilis*) и ершом (*Acerina cernua*), хотя рыбы эти принадлежат к разным родам (Kammerer, 1907). Самки этих гибридов плодовиты, но только самки, хотя, судя по анатомическим данным, самцы этих гибридов тоже могут оказаться плодовитыми.

Амфибии и
рептилии.

Опыты над скрещиванием амфибий производились весьма давно, еще со времен Спалланцани в Рукони. Пфлюгер (1897) оплодотворял яйца съедобной лягушки (*Rana esculenta*) живчиками другого вида (*Rana fusca*), а также живчиками жаб и тритонов (см. выше, стр. 331). Последующие исследователи, как, напр., Бори, получили гибридов двух видов лягушки, двух видов жаб. Г. Гертвиг (1918), повторяя эти опыты, получил гибридов двух видов лягушек (самка *Rana arvensis* × самец *Rana fusca*) и двух видов жаб (самка *Bufo communis* и самец *Bufo viridis*), а в остальных, при скрещивании более отдаленных форм, развитие шло партеногенетически (стр. 333). Получены гибриды двух видов тритонов (Poll, 1909). Также оказалось, что считавшийся прежде особым видом *Triton blasii* представляет гибрида двух видов: *Triton cristatus* и *T. marmoratus* (Wolterstorff, 1903), и получен вновь путем их скрещивания. У рептилий Каммерер (1907) получил несколько гибридов двух видов ящериц.

Птицы.

Особенно разнообразны гибриды между различными видами, а иногда различными родами в отряде курных, причем, как указано, возможны гибриды между представителями разных семейств.

Домашние куры дают ублюдков с цесаркой, рябчиком, глухарем, тетеревом, различными видами куропаток; фазаны дают многочисленных гибридов как в пределах своего рода (*Phasianus*), так и с тетеревом, глухарем, индейкой, белой куропаткой; куропатка белая и ей родственные виды дают гибридов с рябчиком и тетеревом; обыкновенный тетерев — с глухарем, белой куропаткой и рябчиком. Разнообразных гибридов дает обыкновенный голубь, а именно: с горлицей, клинтухом, вяхирем, египетским голубем и др., и вообще в отряде голубиных гибридизация также достигается легко. Дарвину удалось получить гибрида пяти различных голубиных пород. Известны гибриды черной вороны с вороном и с серой вороной и гибриды различных видов сорокопудов, синиц, дроздов и других певчих птиц. Известны гибриды между различными видами хищных птиц: орлами, соколами, сарычами, ястребами и др., а также между различными видами водоплавающих птиц: уток, крохалей, лысух, казарок, гусей, лебедей и др. Известны, напр., гибриды некоторых крупных видов утки с дикими гусями и т. п. Многие из перечисленных гибридов наблюдались только в диком состоянии, многие были получены в неволе. У уток были получены Бонхотом гибриды четырех различных видов, и такие четверные гибриды были вполне плодовиты.

Млекопитаю-
щие.

Наибольшего внимания заслуживают гибриды млекопитающих. Здесь на первом месте надо поставить известных с глубокой древности гибридов лошади и осла, а именно

мула, сына кобылы и осла, и лошака, сына ослицы и жеребца. Так как лошаки представляют значительные отличия от мулов, то и эти гибриды представляют пример различия при обратном (реципрокном) скрещивании.

Как мулы, так и лошаки, одинаково бесплодны, но мулихи и лошакихи, при скрещивании с одним из родительских видов, в некоторых случаях могут дать приплод. Так, в 1750 г. в неаполитанских королевских конюшнях лошачиха принесла потомство от жеребца. В парижском Jardin d'Acclimatation, по словам Эберта (1884), лошачиха приносила не раз приплод как от жеребца, так и от осла. Примеров плодовитости мулиц известно гораздо более, хотя все-таки это не частое явление. Известны также гибриды лошади и осла с полосатыми дикими породами, как квагга, зебра, бурчеллсва лошадь, а равно и с некоторыми породами диких ослов, как джиггетай, или кулан, а также и с лошадью Пржевальского. Многочисленные гибриды с дикими полосатыми породами (зебронды) получены в парке Фальц-Фейна (Аскания Нова). Там же получены гибриды домашней лошади и лошади Пржевальского, ранее известные лишь по сведениям путешественников (Клеменц, 1902) и оказавшиеся плодовитыми (Иванов, И., 1911). Дарвин упоминает о тройном гибриде от жеребца и гибрида осла-зебры. У парноногих наблюдались гибриды различных видов свиней, лам, верблюдов, оленей, овец, коз, быков, а также альпийского козла и домашней козы, причем этот последний гибрид плодовит, и, наконец, козла и овцы. Домашний бык дает также гибридов с яком, буйволом, зебу, бизоном и с зубром, причем гибридные самки от бизона и зубра плодовиты, а гибриды от зебу плодовиты вообще. Несколько гибридов от коровы и бизона или зубра получено в вышеупомянутом парке Фальц-Фейна, причем был получен и тройной гибрид — зубро-бизон-бык (Иванов и Филиппенко, 1915).

Между хищниками заслуживает внимания гибрид, родившийся от самки белого медведя и самца бурого в 1876 г. в Штутгарте, а также гибриды от тигрицы и льва, дикой кошки и рыси и др. Впрочем, последний гибрид возбуждает сомнение. Вообще при чтении описаний гибридов старыми авторами или охотниками любителями надо быть очень осторожным. Есть, напр., указания на гибридов лисицы и волка, собаки и тигра, кошки и соны и т. п. — указания, которые можно считать маловероятными, но зато мы имеем большой материал, и вполне достоверный, касательно гибридизации различных видов диких кошек с домашней и диких собак (р. *Canis*) с домашней же. Известны, напр., гибриды домашней собаки с австралийской дикой, или вероятнее одичавшей собакой динго, с американским луговым волком (*Canis latrans*), с нашим волком, лисицей, шакалом, африканской голдой собакой. Особого внимания заслуживают гибриды собаки при скрещивании ее с волком и шакалом, так как они в опытах Флуранса плодились до третьего и четвертого поколения, т. е. принадлежат к числу гибридов плодовитых при скрещивании между собой, но является ли эта плодовитость бесконечной или ограниченной, — не выяснено.

Большая литература имеется по поводу так назыв. *chabins*, разводимых в Чили для практических целей и будто-бы представляющих гибридов козла и овцы.

Собственно сведениями о *chabins*, как гибридах, мы обязаны посетившему в конце XVIII столетия Чили аббату Молина (1782). Сомнение в достоверности этого сообщения было вызвано тем обстоятельством, что, хотя и были получаемы гибриды от козла и овцы, но эти гибриды, повидимому, не принадлежат к числу плодовитых ¹⁾.

Местный чилийский исследователь, директор музея в Сант-Яго, Филиппи, очевидно, более знакомый с положением дела на месте (1876), не мог подтвердить вышеприведенного мнения Молина относительно смешанного происхождения *chabins* и, наоборот, удостоверяет, что они, как и всякая другая раса, отличаются строго определенными стойкими признаками, тогда как гибриды вообще представляют большое разнообразие и непостоянство признаков.

¹⁾ Эти гибриды были получены будто бы еще Бюффоном (1751—52), но мы имеем и более достоверные позднейшие данные (Fischer, 1862; см. Przibram, 1910). Наконец, в России эти гибриды получены в имении в. кн. Михаила Николаевича (Кулешов, 1889).

Наконец, французский зоотехник Корневен (1896) исследовал *chabins* анатомически и пришел к тому заключению, что они ни одним серьезным признаком не отличаются от овец и представляют лишь особую долгошерстую породу этих последних.

Таким же спорным является вопрос о так назыв. лепоридах, или гибридах зайца и кролика. По литературным данным, эти гибриды были получены аббатом Гальяри в конце XVIII столетия (Gagliari, 1773; см. Вроса, 1858 и 1865). Были получаемы эти гибриды и другими: Гайо (Gayot, 1868), Конрадом (Conrad, 1869), Гохштеттером (см. Dürsty, 1895), наконец, фон-Амеронгеном (Przibram, 1910). Гибриды эти, за исключением ушей,

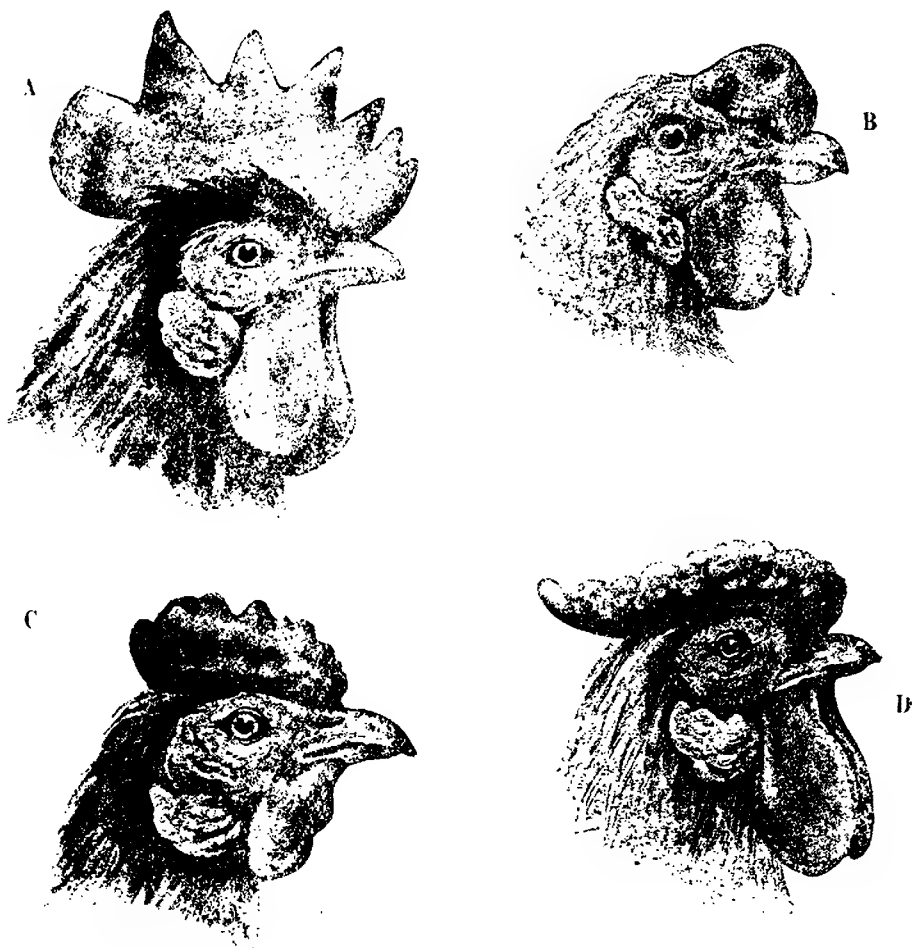


Рис. 300. Различные формы гребней у петухов. А — обыкновенная форма; В — орех; С — горох; Д — роза. По Бетсону.

очень похожи на кроликов, почему анатомическое изучение их привело Сансона (1872) и Патузуса (1879) к сомнению, не представляют ли лепорида особую породу кроликов. И поэтому, к результатам, полученным некоторыми практиками, как, напр., Ру (Roux), получившим будто бы 26 поколений гибридов, относятся скептически, но по отношению к данным Гайо и Конрада, получивших по несколько поколений от зайца и кроличихи, едва ли этот скептицизм основателен.

Повидному, надо в этом вопросе различать две стороны: во-первых, были ли получены гибриды от кролика и зайца, и во-вторых, что такое представляют собой лепорида французских практиков?

На первый вопрос мы можем ответить утвердительно, при чем, мы должны признать этих гибридов плодовитыми при скрещивании между собой. Что же касается до второго вопроса, то действительно, повидимому, лепориды французских практиков не более, как особая порода кроликов.

Если прибавить, что наблюдались гибриды некоторых других грызунов, напр., зайца беляка и русака, а также некоторых видов летучих мышей и немногих подубезьян и обезьян, то главный фактический материал о гибридах среди млекопитающих будет почти исчерпан.

Как ни разнообразны биологические явления, с которыми приходится иметь дело при скрещивании, однако, августинскому монаху Григорию Менделю (1865, 1869) удалось подметить определенную законность наследования признаков родителей у гибридов. Эти наблюдения оставались незамеченными, покуда к ним не подошли одновременно в 1900 г. сразу три исследователя: Корренс, Де-Фрис и Чермак. Все они, как и Мендель, ботаники.

Не мало содействовали развитию этого учения и зоологи, в лице Бэтсона, Кено и др.

Законы, открытые Менделем ¹⁾, получили настолько важное значение не только для учения о гибридизации, но и для учения о наследственности, что все учение, им основанное, получило название менделизма, а признаки, подчиняющиеся этим законам, — менделирующих.

Законы эти были выведены Менделем и разработаны его последователями главным образом на гибридах, полученных скрещиванием различных рас и подвидов, т. е. точнее на метисах, но они, повидимому: в некоторых случаях применимы и к видовым гибридам, а точно также и к потомству двух особей одной и той же расы, если они отличаются своими наследственными признаками, а отличаются они всегда, и в сущности каждая особь, происшедшая путем скрещивания, есть в известных отношениях гибрид. Сын итальянца брюнета и блондинки француженки будет представителем белой расы, но в отношении цвета волос он будет гибридом ²⁾.

Литература по менделизму настолько обширна, что мы можем коснуться только элементарных его положений, не вдаваясь в более сложные соображения. Надо отметить, что между гибридами давно различают две главные формы: одни представляют соединение признаков отца и матери (промежуточные гибриды), иногда более или менее равномерное по всему телу (смешанные гибриды), а иногда признаки одного родителя вкраплены в признаки другого, как мозаика (мозаичные гибриды) (рис. 301). Иногда эти промежуточные гибриды действительно занимают по своим признакам

¹⁾ Некоторые факты, между прочим касающиеся как раз наследования у гороха, над которым главным образом экспериментировал Мендель, стали известны ботаникам ранее: Найту (Knight), Госсу, Сетону (еще в 1822 г. е. в год рождения Менделя), но не были обобщены (Mc Gorton, 1913). Некоторые положения были сформулированы ботаником Ноденом (Naudin, 1859).

²⁾ При вышеупомянутом (стр. 345) случае гибридизации у простейших тоже можно подметить проявление основных законов Менделя (Pacher, 1916).

середину между отцом и матерью, а иногда обнаруживают различные степени приближения: то к отцу (патроклинные гибриды), то к матери (матроклинные гибриды). Другие гибриды имеют явно выраженными лишь признаки одного из родителей (односторонние гибриды). Последний случай легче поддается анализу.

Начнем с закона преобладания, или доминирования признаков. Если скрещивать серую мышь и мышь белую, т.-е. альбиноса, то гибриды оказываются всегда серыми. Очевидно, что из двух признаков: *A* — присутствие пигмента, обуславливающего серый цвет, и *a* — отсутствие пигмента, приводящее к альбинизму, — из этих признаков первый (*A*) оказывается всегда победителем. Он может быть назван преобладающим, или доминирующим признаком, а другой — (*a*) отступающим, или рецессивным.

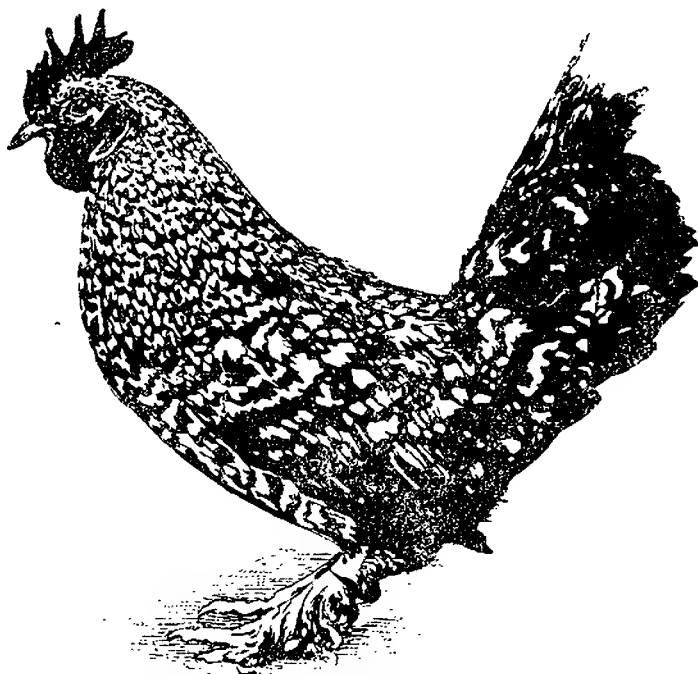
Такие признаки, образующие пару, называются парными, или аллеломорфными, а самое наследование называется альтернативным. Так, серая и всякая другая окраска чаще доминирует над альбинизмом; серая окраска у мышей доминирует над черной; гнедая масть у лошадей доминирует над вороной; некоторые формы гребня у кур (рис. 300) доминируют над обыкновенной формой; раковина без полос у садовой улитки доминирует над полосатой (Lang, 1906); желтая и зеленая окраски коконов у тутового шелкопряда доминируют над белой, а желтая над зеленой (Quajat, 1911). Конечно, каждая раса характеризуется целым рядом таких пар альтернативных признаков, которые могут наследоваться, независимо одна от другого: один признак может наследоваться от отца, другой — от матери и т. д. и притом в зависимости не только от природы признака, но и от условий. Чаще, однако, признаки наследуются связными комплексами или группами, чему будет дано объяснение ниже (стр. 360). Поэтому, с одной стороны, гибрид может представлять соединение признаков отца и признаков матери и производить впечатление промежуточного, не будучи им на самом деле. С другой стороны, в зависимости от различного комбинирования тех или других признаков, такие гибриды могут быть не схожи между собой и представлять весьма большое разнообразие.

Является вполне естественным предположение, что каждый из пары этих признаков определяется нахождением в оплодотворенном яйце особого фактора или гены. Последующие опыты заставили видоизменить это предположение: фактор цветности, или лучше соответствующая гена пигмента, есть всегда, как у окрашенных особей, так и у альбиносов¹⁾, но для того, чтобы этот признак проявился, необходимо присутствие другого фактора. Таким образом, присутствие или отсутствие этого другого фактора в яйце и определяет проявление или непроявление признака у взрослого животного.

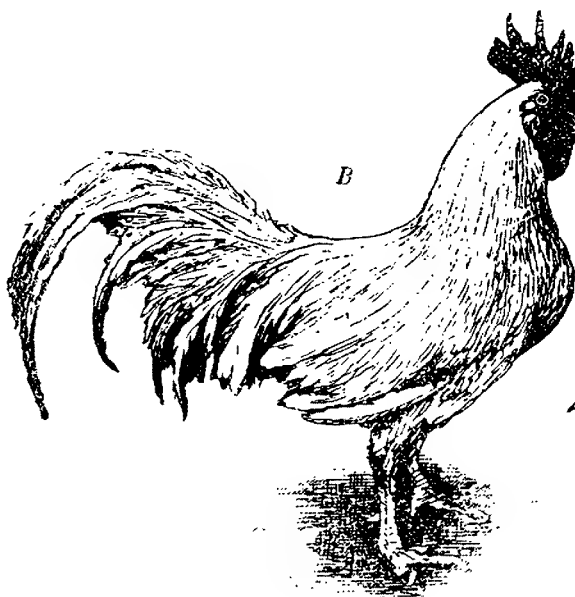
¹⁾ Впрочем, среди альбиносов кроликов, напр., надо различать таких, которые имеют фактор цветности в скрытом состоянии, и таких, которые его не имеют совсем. Волосы первых приобретают окраску под влиянием ультрафиолетовых лучей (Seçerow, 1916) или пробирания, хотя-бы. животное содержалось в темноте (Schultz, W., 1920). В последнем случае необходимо животное держать при низкой температуре, лучше всего при 5° С.

Второй закон Менделя носит название расщепления, или разъединения признаков и обнаруживается во втором поколении гибридов, давая возможность предсказания.

А



В



С



Рис. 301. А — Пестрый (мозаичный) гибрид, полученный путем скрещивания белого петуха (В) и черной курицы (С). По Давенпорту.

Действительно, если путем предварительного опыта определится доминирующий признак, то тогда возможно предсказать состав потомства. Потомство от скрещивания двух рас является всегда гибридным, т.-е. в той или другой степени представляет смешение признаков отца и матери, но потомство гибридов очень часто, а именно, как сейчас увидим, на половину является чистокровным, т.-е. несет признаки или отца, или матери. Очевидно, что наблюдаемое у гибридов смешение признаков, у потомства, развивающегося из их половых клеток, опять заменяется разделением, или разобщением этих признаков, происходящим, очевидно, в этих клетках, надо думать, во время редукции. Для обозначения исходного поколения употребляют букву P (*paternelle*), первого гибридного F^1 (*filiale 1*), следующего F^2 (*filiale 2*) и т. д. Возьмем случай скрещивания серой мыши и белой. Через A обозначим присутствие пигмента, через a — его отсутствие, или альбинизм. Половые клетки гибридов F^1 в силу закона разъединения признаков будут наполовину носителями признака A , наполовину носителями признака a , но отнюдь не будут носителями промежуточного признака Aa . Посмотрим, что произойдет при скрещивании этих гибридов между собой, причем разъединение признаков, конечно, имеет место как в половых клетках матери, так и отца. При означенном скрещивании возможны такие комбинации.

1. $A + A$, т.-е. сочетание двух половых клеток, являющихся носителями признака A (присутствие пигмента), и результатом этого сочетания будет особь чистокровно-серая.

2. $a + A$, т.-е. сочетание половых клеток, из коих одна является носителем признака a (альбинизм), а другая признака A (присутствие пигмента), и в результате получится особь тоже серая, но не чистокровная, а помесь.

3. $A + a$, т.-е. сочетание, сходное с предыдущим и, следовательно, тоже дающее серую помесь.

4. $a + a$, т.-е. сочетание пары клеток, являющихся носителями признака a (альбинизм), и в результате получится особь чистокровная белая.

Общий результат будет такой, что в состав второго гибридного поколения F^2 войдут: 1 особь серая чистокровная, 1 особь белая чистокровная, и 2 серых помеси. Таким образом, в помете, напр., из 8 мышат будет пропорционально 2 серых чистокровных, 2 белых чистокровных и 4 помеси (т.-е. по формуле: $A + 2Aa + a$), иначе говоря, половина помета будет чистокровной и три четверти его будут серыми.

Возьмем теперь случай, когда гибрид, коего половые клетки являются носителями или признака A , или признака a , скрещивается с чистокровной серой мышью, которой половые клетки все являются носителями признака A . Тогда могут быть только две комбинации.

1. $A + A$, т.-е. чистокровная серая особь.

2. $a + A$, т.-е. серая помесь.

Опять-таки половина помета будет чистокровной, но все будут серыми.

Возьмем случай, когда гибрид скрещивается с чистокровной белой мышью, и тогда возможны опять две комбинации:

1. $a + a$, т.-е. чистокровная белая особь.
2. $a + A$, т.-е. серая помесь.

И в этом случае половина помета будет чистокровной, но только половина будет серой.

Конечно, комбинации эти в отдельных пометах могут и нарушаться, но в общей сумме всего потомства, по теории вероятностей, они будут именно таковы.

Чистокровные особи, имеющие половые клетки однородные, в отношении данного признака, получили от Бэтсона название гомозиготных в этом отношении, а особи, имеющие клетки двух родов, — гетерозиготных ¹⁾. Потомство гетерозиготных серых особей в поколении F^2 и последующих будет подчинено тому же закону расщепления признаков, т.-е. дает $\frac{1}{2}$ гомозиготных и $\frac{1}{2}$ гетерозиготных особей, из коих $\frac{3}{4}$ будет серыми. Потомство гомозиготных серых или белых особей в поколении F^2 и последующих может дать только серых или белых тоже гомозиготных особей.

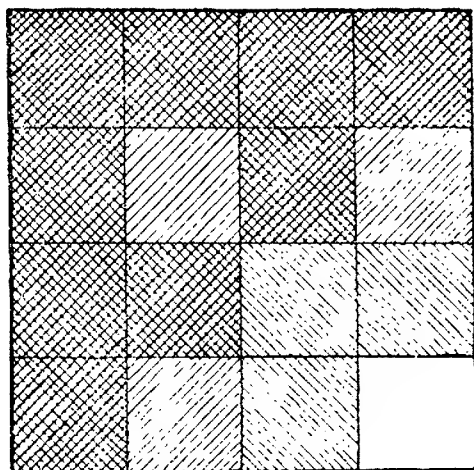


Рис. 302. Схема, изображающая последование двух пар аллеломорфных признаков. Из Ватсона.

Возьмем более сложный случай, когда менделируют два признака, напр., черный и рыжий цвет, комолость и рогатость у коров, причем черный цвет и комолость доминируют, и в поколении F^1 все особи будут черными комолыми. Для выяснения состава поколения F^2 возьмем квадрат и разделим его на четыре меньших квадрата. На основании изложенного $\frac{3}{4}$ особей будут черные и $\frac{1}{4}$ рыжая, и сообразно этому, заштрихуем 3 меньших квадрата в одном направлении. Вторая пара признаков менделирует независимо от первой и подчинена тому же закону. Поэтому каждый из малых квадратов разобьем на 4 еще более малых квадрата и из них 3 заштрихуем в другом направлении, дабы обозначить, что $\frac{3}{4}$ особей будут комолыми, а $\frac{1}{4}$ рогатой. В результате получим, что из 16 квадратов заштрихованы в двух направлениях 9, следовательно, 9 особей будут чер-

¹⁾ Отличить особь гетерозиготную от гомозиготной по внешним признакам или хотя бы даже, напр., по виду половых клеток у животных не удалось. Но у растений (у *Oenothera*) Реннеру (1920) удалось показать, что у гомозиготных особей все пыльца одинакова, а у гетерозиготных два рода пыльцы, отличающиеся внешне скульптурой оболочек, а также количеством крахмала и скоростью прорастания. Таким образом в данном случае расщепление признаков между двумя половинами половых клеток сказалось как на их структуре, так и на их физиологических свойствах.

ными и комолыми; 3 заштрихованы в одном направлении, следовательно, три будут черными, но рогатыми. Три заштрихованы в другом направлении, следовательно, 3 будут комолыми, но рыжими: 1 остался вовсе не заштрихованным, следовательно, 1 особь будет рыжей и рогатой. Таким образом, особи с обоими доминирующими признаками, особи с тем или другим из них и особи с обоими рецессивными признаками в поколении F^2 будут в пропорции 9:3:3:1, каковой вывод и подтверждается опытом.

Пойдем еще дальше. Если мы имеем три пары аллеломорфных признаков, то ожидаемый результат может быть вычислен математически. В самом деле, если одна пара признаков распределяется по формуле 3:1, а две пары по формуле 9:3:3:1, то надо ожидать, что при трех парах признаков в каждой из групп этой последней формулы, третья пара распределяется согласно первой формуле 3:1, обычной для одной пары признаков. Первая группа даст $9(3+1) = 27+9$; вторая — $3(3+1) = 9+3$; третья тоже — $3(3+1) = 9+3$; четвертая — $1(3+1) = 3+1$; а всего будет восемь групп с числовым отношением 27:9:9:9:3:3:3:1. Из них у первой (27) будут выражены все три доминирующих признака; во второй, третьей и четвертой (9) — по два доминирующих и по одному рецессивному; в пятой, шестой и седьмой (3) — по одному доминирующему и по два рецессивных; а в восьмой (1) — все три рецессивные, что и подтверждается экспериментально. Вычисление это можно продлить и для большего числа признаков или же можно пользоваться имеющейся для этого готовой математической формулой (Филиппченко, 1920).

Однако, законы, управляющие явлениями, значительно сложнее, чем эти схемы. Обыкновенно, напр., всякая окраска доминирует над альбинизмом, но у кур, по Батсону, в одних породах белая окраска является длительно-рецессивной, а у других — доминирующей, но и из числа последних попадают особи с доминирующей белой окраской. Аналогичные явления наблюдаются у мышей, кроликов, а по Келлогу и у различных пород тутового шелкопряда.

Есть, впрочем, попытки, сходные по виду окраски отличить химически, как у мышей (Durham, 1908), так и кроликов. Для последних Онслоу (Onslow, 1915) доказывает, что в тех случаях, когда белая окраска является доминирующей, то мы имеем дело не с альбинизмом, обуславливаемым отсутствием пигмента, а с такими особями, у которых пигмент имеется в скрытом состоянии¹⁾.

Но замечательно, что изменение признака из доминирующего в рецессивный или обратно иногда стоит в связи с возрастом животного, как это наблюдал Ланг (1906) на окраске раковин у садовых улиток, а иногда, как это мы уже указали, даже и от внешних условий. В последнем отношении особенно поучительны опыты Тоуэра (Tower, 1910) над различными видами колорадского жука (*Leptinotarsa*), у которого изменение температуры и влажности вели за собой и доминирование в поколении F^1 то отцовского, то материнского типа, и даже одновременное проявление их у особей, вышедших из одной и той же яйцекладки, причем иногда опыт повторялся с одними и теми же родителями, но с различным, в зависимости от условий, результатом. Мы уже видели (стр. 335), что зависимость особенностей гибридов от внешних условий, по одним, или от степени зрелости половых продуктов того и другого пола, по другим, была замечена и при скрещивании морских ежей.

¹⁾ См. прим. на стр. 350.

Другая особенность, которая не укладывается в общую схему, это проявление у гомозиготных особей признаков гетерозиготности. Так, при скрещивании обыкновенного аксолота и альбиноса доминирует в поколении темная окраска первого, а в поколении F^2 получается правильно $\frac{3}{4}$ пигментированных особей и $\frac{1}{4}$ альбиносов. Последние, согласно схеме, гомозиготны, но, однако, в их потомстве (следовательно, в поколении F^3), по Геккеру, встречаются особи как слабо, так и сильно пигментированные и притом с метамерно расположенными пигментными пятнами (рис. 303). При скрещивании этих особей с гетерозиготными, темными, или гомозиготными, белыми, их окраска оказывается рецессивной и не проявляется в поколении F^4 .

Обыкновенно это и аналогичные ему явления объясняют «нечистотой гамет», т. е. тем, что расщепление признака в половых клетках гибрида было неполным и не все клетки оказались гомозиготными, а часть клеток, в которых расщепление не произошло, остались гетерозиготными.

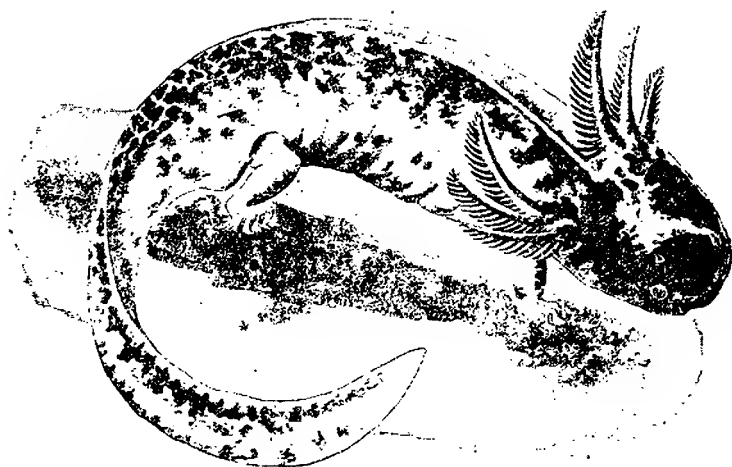


Рис. 303. Аксолот, у которого заметна склонность к пигментации в виде правильно (метамерно) расположенных пятен, хотя он произошел от чисто белых гибридов второго поколения (см. текст). По Геккеру.

Как при всяком скрещивании, так и при гибридизации, надо думать, Возникновение признаков при гибридизации. могут появляться новые наследственные признаки (стр. 340), но в данном случае мы будем иметь в виду признаки, которые только кажутся новыми, а по существу представляют лишь результат комбинирования зачатков скрещиваемых особей, почему эти признаки и получили название комбинаций.

Мы уже сказали, что у кур некоторые формы гребня (рис. 300), как, напр., «роза» (*D*), «горох» (*C*), являются доминирующими по отношению к обыкновенной форме гребня (*A*), а «орех» (*B*) доминирует над «розой» и «горохом». Замечательно, что при скрещивании особи с обыкновенным гребнем и особи с «орехом», в поколении F^1 явно доминирование «ореха», но в поколении F^2 проявляются все формы гребня: «орех», «роза», «горох» и обыкновенная в той самой пропорции 9:3:3:1, какую мы видели на примере скрещивания особей с двумя парами аллеломорфных признаков (стр. 353 и рис. 302). Потом, если скрещивать особь с «розой» и особь с «горохом», то уже в поколении F^1 все особи имеют «орех», почему сна-

чала думали, не есть ли особи с «орехом» гибридные между «розой» и «горохом». Но если скрестить две особи с «орехом», то вместо ожидаемой, при предположении гибридности, пропорции: 1 «роза», 2 «орех» и 1 «горох», получилось опять: 9 «орех», 3 «роза», 3 «горох» и 1 обыкновенный гребень. Дело в том, что «горох» и «роза» не образуют пары признаков, а каждый из этих признаков менделирует независимо от другого с отсутствием этого признака или, может быть, с каким то нам неизвестным малозаметным признаком. Если факторы «розы» и «гороха» отсутствуют, то особь имеет гребень обыкновенной формы, а если они оба присутствуют, то оба вызывают «орех», который, в сущности, не имеет самостоятельного фактора, а обуславливается наличием двух факторов, откуда и сходство в пропорции в поколении F^2 с таковой при менделировании двух независимых признаков.

Точно так же при скрещивании кроликов серого с альбиносом, преобладает серый цвет, и в поколении F^2 имеем серых и белых особей в отношении 3:1, а иногда появляются 9 серых, 3 черных и 4 белых. Предполагают, что цветность в данном случае обуславливается двумя факторами: одним, вызывающим серую окраску, и другим, переводящим серую окраску в черную, и, прибегнув к диаграмматическому способу нанесения на квадраты (рис. 302), можем показать, что именно такая пропорция и должна получиться в данном случае. Аналогичные явления наблюдаются у мышей и в других случаях. Таким образом, доминирующие факторы, при одновременном сочетании, могут обуславливать появление как бы новой формы, как мы видим на появлении гребня в виде «ореха». В других случаях один доминирующий признак может прикрывать другой, оказывающийся в скрытом состоянии, как, напр., черная окраска в окраске кроликов или мышей уже заключена в серой и ею подавляется.

Бэтсон назвал подавляющий доминирующий признак эпистатическим, а доминирующий подавляемый—гипостатическим. Но, вообще, при гибридизации, с одной стороны, вследствие комбинирования факторов, разъединенных до скрещивания, а с другой,—разъединения при редукции факторов ранее скомбинированных, могут возникать признаки, не проявлявшиеся у исходных форм. Надо отметить, что иногда эти признаки носят атавистический характер.

Так, у гибридов кур различных пород, иногда даже тогда, когда оба родителя белые, как это было в случае Бэтсона, внезапно проявляется окраска их родоначальной дикой индийской формы (*Gallus bankiva*); у гибридов голубей, напр., у четверного гибрида в случае Дарвина, окраска дикого их прародителя (*Columba livia*); у гибрида лошади и дикого осла, или кулана, как это было в Московском зоологическом саду, проявляется иногда полосатость ног, несвойственная родителям, но свойственная отдаленным предкам — диким полосатым породам, как зебра, квагга и др., и проявляющаяся иногда на ногах, на плечах, на лбу у обыкновенных лошадей, особенно мастей изабеллы и буланой (Тихомиров, 1882; Krieg, 1916).

У гибридов светло-серой мыши и белой, как это было в случае Кэно, проявляется дикая серая окраска.

Такое же стремление к возврату к прародительскому типу наблюдалось при размножении помеси белой мыши с японской танцующей (пятнистой) в опытах Гаака (Naake, 1895) и Гуайата (Guiaa, 1898), при чем у потомства проявлялись признаки серой мыши и ее дикость, не свойственная ни той, ни другой родительской породе, а равно потомство более не проявляло танцевальной способности ¹⁾, являющейся признаком рецессивным.

Если мы допустим, что проявление того или другого атактистического признака, находящегося в скрытом состоянии, зависит от двух факторов, или что он принадлежит к числу гипостатических, то при известных комбинациях, соединяющих эти факторы или удаляющих эпистатический по отношению к данному фактор, создается почва для проявления этого признака.

Промежуточное наследование может иметь двоякую форму. При скрещивании, по Корренсу, *Mirabilis jalapa* с белыми цветами и с красными, все потомство в поколении F^1 имеет розовые цветы, но в поколении F^2 эту окраску удерживают $\frac{1}{2}$ растений, а $\frac{1}{4}$ дает белые, $\frac{1}{4}$ — красные, т.-е. происходит расщепление признака. Но известны случаи, когда расщепления не происходит и промежуточный признак удерживается в следующих поколениях. Так, по Кэстлю, при скрещивании длинноухой породы кроликов с обыкновенными получаются гибриды с ушами средней длины, и этот признак удерживается. Вопрос о промежуточном наследовании, в противоположность альтернативному, в настоящее время разделяет биологов на две части: одни считают эту форму наследования не имеющей ничего общего с менделевскими законами, другие, наоборот, рассматривают ее, как более сложный случай проявления тех же законов.

Нильссон Эле (Nielsson Ehle, 1906 — 1908) на основании изучения скрещивания красной расы пшеницы с белой, при чем в поколении F^1 получились промежуточные гибриды, а в F^2 все переходы между родительскими формами, пришел к выводу, что все эти переходы объясняются, если допустить зависимость красного цвета от трех независимых факторов, а именно

Промежуточ-
ные гибриды

¹⁾ Название танцующих эти мыши, относимые к особому подвиду (*Mus wagneri* var. *rotans*) (Drooghelever Fortuy, 1912), получили за свою наследственную поведку быстро вращаться то в одну, то в другую сторону или бешено кружиться. Эта особенность стоит с дефектами в строении органов ориентировки в пространстве: у танцующих мышей вследствие атрофии остается один полукружный канал из трех, свойственных громадному большинству позвоночных (Rawitz, 1899; Сур, 1899). Подобные же вращательные движения наблюдаются у животных с искусственно поврежденными полукружными каналами. Точно так же у этих мышей у большинства особей происходит атрофия тех или других важнейших частей улитки (Wittmaack, 1913), в зависимости от чего они глухи, не могут плавать и скакать, не чувствуют головокружения при вращении, а иногда не могут двигаться по прямой линии (Zotli, 1901). Все эти дефекты слухового аппарата, однако, зависят, в свою очередь, от атрофии в раннем возрасте тех частей центральной нервной системы, которые заведуют слуховой функцией (Kishi, 1902; Kuiper, 1913). Этим объясняется, что иногда находили танцующих мышей и с нормальным слуховым аппаратом (Panse, 1901; Alexander u. Kreidl, 1902). Некоторые объясняют закрепление этой особенности ее полезностью, а именно тем, что мыши эти делают гнезда в норах хлопчатника, а благодаря вращению мышь образует в вате пустоту, необходимую для жилья, и избегает опасности запутаться в волокнах ваты.

трех материнских и трех отцовских, из коих каждый обуславливает известную степень густоты окраски и притом в гибридном состоянии придает оттенок лишь вдвое менее интенсивный, чем в чистом. Поэтому, в зависимости от комбинирования этих факторов, у потомства и получаются шесть промежуточных оттенков. Этот принцип был применен Лангом к объяснению многих случаев промежуточного наследования и в том числе случая наследования длины уха у кроликов в опыте Кэстля.

Достаточно допустить, что это удлинение уха зависит тоже от трех пар факторов, удлиняющих ухо на одну и ту же величину, и мы получим, что в поколении F^2 возможны 64 комбинации ¹⁾, среди коих неизбежно будут преобладать промежуточные формы, и только по одному разу встретятся исходные крайние формы. Отсюда и создается кажущееся промежуточное наследование. В некоторых случаях, может быть, имеет место вымирание крайних форм, и тогда истинный характер наследования совершенно маскируется.

Этот же принцип был применен к объяснению промежуточного наследования цвета кожи, волос и других признаков у людей при скрещивании различных рас. Действительно, при скрещивании белой и негрской расы, по Давенпорту, иногда встречаются в одной семье все переходы от почти отцовского до почти материнского, а в потомстве европейцев и таитянок, по Топсенду, во втором поколении наблюдается расщепление признака, так как часть детей значительно блее, а часть значительно темнее. То же утверждает Фишер для потомства буров и готтентотов. Точно так же этот последний исследователь доказывает, что наследование формы волос, столь характерной для человеческих рас, происходит приблизительно в менделевских пропорциях (Fischer, 1913). Если допустить, как это делает Плате, что цвет кожи и цвет волос определяется несколькими, напр., шестью, факторами, обуславливающими каждый увеличение отложения пигмента, то понятно, что различные комбинации факторов обуславливают различные степени интенсивности окраски. Во всяком случае принцип Нильссона Эле логически дает возможность объяснить существование промежуточных гибридов; и если, действительно, это объяснение соответствует фактам, то законы Менделя окажутся применимыми ко всем случаям гибридизации.

Однако, покуда все-таки далеко не все факты в этой области укладываются в схемы менделизма. Поэтому существует и иная точка зрения, защищаемая Кэно, Гроссом и др. Допускают несколько типов наследования, при чем промежуточное наследование, то сопровождающееся, то не сопровождающееся расщеплением признаков, представляет такой же самостоятельный тип, как и альтернативное. Сам Мендель тоже отличал наследование промежуточное от альтернативного. Промежуточное наследование наблюдается иногда при скрещивании различных рас одного вида, но главным образом наблюдается у видовых гибридов. Давно было замечено, что

¹⁾ Три пары факторов в половых клетках гибрида дают восемь комбинаций, и при скрещивании с таким гибридом число комбинаций возрастает до $8^2=64$.

гибриды между видами представляют промежуточные и притом, даже при бесконечной плодовитости, нерасщепляющиеся формы. В отдельных случаях у растений были обнаружены случаи расщепления видовых гибридов: Корренсом у *Mirabilis* (гибриды *M. jalapa* и *M. longiflora*), Бауром и Лотси у *Antirrhinum* и др. Такие же указания, правда менее определенные, получены относительно вышеупомянутых (стр. 346) четверных гибридов уток Бонхотом и относительно гибридов зебу и коровы Набурсом. Однако, основной тип наследования для видовых гибридов все-таки промежуточный и без расщепления признаков. Еще Исидор Ж. Сент-Илер (I. G. Saint-Hilaire, 1860) отметил, что видовые гибриды всегда представляют промежуточный тип, а расовые приближаются к одному из родительских типов. Плате (Plate, 1913) полагает, что это явление зависит от того, что при скрещивании различных рас мы имеем дело главным образом с признаками парными, аллеломорфными, а при скрещивании различных видов с признаками самостоятельными и независимыми один от другого, и что в этом последнем случае не может быть ни доминирования, ни расщепления. Но тем не менее это рассуждение не объясняет нам, почему тот или другой признак является парным или самостоятельным, и сущность явления остается непонятной ¹⁾.

Как уже было указано, определенным признакам взрослого животного в половых клетках соответствуют некоторые гипотетические факторы: геммулы Дарвина, или пай-гены Де-Фриса или просто гены Иогансен. Сообразно общему взгляду на роль ядра, принимают, что гены менделирующих признаков находятся в хроматине ядра, а Корренс и Баур допускают даже, что гены неменделирующих признаков сосредоточены в протоплазме, но это во всяком случае лишь простое предположение. Согласно теории индивидуальности хромозом (стр. 94), те или другие гены приурочиваются к отдельным хромозомам. Если стать на эту точку зрения, то вполне естественным является допущение, что при оплодотворении гены отца и матери соединяются в оплодотворенном яйце и этим обуславливают соединение признаков отца и матери в потомстве, как и то, что расщепление признаков происходит во время редукции половых клеток первого гибридного поколения (F'), когда разъединяются материнские и отцовские хромозомы (стр. 307) во время синapsиса (стр. 306).

Локализация
генов и цитоло-
гическая осно-
ва менделев-
ских явлений.

Мы давно знаем, что некоторые признаки, как это было указано еще Дарвином, стоят в столь тесной связи или в корреляции между собою, что встречаются всегда вместе, как голубоглазость и глухота у кошек и др. То же явление соотношения признаков наблюдалось при гибридизации Менделем и Де-Фрисом на растениях, Бэтсоном и др. на животных. Так, существует у мышей зависимость между желтой окраской шерсти, обуславливающей скопление пигмента в концах волос, и темным окрашиванием глаз. В таком случае надо полагать, что оба связанных между собой признака заключены в одной и той же хромозоме или даже в одной и той же гене.

¹⁾ Как пример постоянства промежуточного признака, французские авторы приводят данные Готье (Gautier, 1886 и 1889) относительно того, что химическая формула виноградного пигмента, окрашивающего вино, у некоторых гибридных пород винограда представляет среднее арифметическое между формулами отцовской и материнской породы. Но как обстоит дело в поколении F¹ при разведении семенами, а не отводками, т. е. расщепляется ли этот признак — неизвестно. А с другой стороны возможно, что носителем этого признака является плазма, а не ядерное вещество, подобно тому как пластиды, или органеллы растительной клетки, в которых потом отлагается хлорофилл, по видимому, наследуются через плазму женской половой клетки.

Морганы (Morgan, с 1910 по 1916 и послед.) и его школе удалось в последнее время еще ближе подойти к разрешению вопроса о локализации генов в хромосомах. Изучение плодовой мушки (*Drosophila melanogaster* и др.) показало, что большинство признаков наследуется не независимо одни от другого, а наоборот связанными комплексами или группами, и вышеприведенные примеры корреляции признаков представляют лишь частный случай такого комплексного или группового наследования. Это явление может быть объяснено тем, что несколько признаков могут зависеть от одного фактора, или гены, или же, как принимает школа Моргана, тем, что гены эти связанных между собой признаков находятся в одной и той же хромосоме. У *Drosophila melanogaster* всего четыре пары хромосом, из которых четыре отцовских, четыре — материнских, и именно две пары обыкновенных хромосом, одна пара половых и одна пара малых (ср. рис. 56). У этой мушки удалось подметить четыре группы связно наследуемых признаков: около 100 признаков связаны у нее с полом, и гены их, следов., находятся в половой хромосоме (см. главу VI); другая группа обнимает 75, третья — 60 признаков, и надо думать, что гены их помещаются в обыкновенных хромосомах; наконец, четвертая группа содержит всего два признака, и их гены, вероятно, находятся в малой хромосоме. Такая же связность признаков была обнаружена у других видов *Drosophila* (Sturtevant, 1915; Metz, 1916), у прямокрылых (Nabours, 1914, 1919), у шелковичной бабочки (Tanaka, 1914), у кур (Goodale, 1916), у крыс (Castle, 1914; Wright, 1917), т. е. надо думать, что она представляет общее явление. Иногда число подмеченных связанных групп бывает меньше числа хромосом, что указывает на некоторую связность, могущую существовать еще и между хромосомами.

На основании косвенных соображений, о которых скажем ниже, можно думать, что гены в хромосомах имеют линейное расположение и что в гомологических хромосомах отца и матери они расположены одинаково и не изменяют своего расположения даже при укорачивании хромосом, имеющем место, напр., при синапсисе. Отсюда понятно, что, если конъюгирующие (отцовские и материнские) гомологические хромосомы содержат каждая по гену одного и того же признака, то при расхождении хромосом после конъюгации и их последующем расщеплении, а, следовательно, и при редукционном делении и затем при эквационном, каждая половая клетка получит (отцовскую или материнскую) гену этого признака, иначе говоря, признак этот будет выражен у всего потомства. Если же из двух конъюгирующих родительских хромосом одна содержит гену данного признака, а другая на ее месте имеет гену другого признака, как это и бывает при гибридизации, то при расхождении хромосом после конъюгации и их последующем расщеплении, а, следоват., и при редукционном и затем при эквационном делении только половина половых клеток будет содержать гену этого признака, полученную от одного из родителей, а другая будет содержать другую гену, полученную от другого родителя, иначе говоря, произойдет расщепление признака, имеющее место в половых клетках гибридов. Строго говоря, расщепление признаков, происходящее при разъединении отцовских и материнских хромосом после их конъюгации, имеет место и у негибридов, так как полной тождественности гомологических хромосом обоих родителей нет и не может быть, но различия, вызываемые этим расщеплением у потомства, не так резки, как у гибридов, и потому не так заметны.

Изучение процессов, происходящих при скрещивании видов с разным числом хромосом, Розенбергом (Rosenberg, 1904 и 1909) у рослики (*Drosera*) и Федерлеем (Federley, 1913) и другими (Harrison а. Doncaster, 1914) у бабочек, показало, что при этом может происходить лишь частично или даже совсем не происходить (Federley, 1914). При скрещивании вида *Drosera* с 40, а после редукции с 20 хромосомами с видом, имеющим 20, а после редукции 10 хромосом, происходит конъюгация только 10 пар хромосом, а 10, как неимеющие партнеров, естественно не конъюгируют.

При скрещивании бабочки *Pugana curtula*, имеющей 58 (29) хромосом с *P. anachoreta*, имеющей 60 (30) хромосом, в сперматоцитах гибридов, носивших промежуточный характер, оказывается 59 хромосом, т. е. сумма редуцированных, или гаплоидных, чисел хромосом отца и матери ($29 + 30 = 59$).

Если же скрещивать ту же *P. curtula* с более близким видом *P. pigra*, имеющим 46 (23) хромозом, то число хромозом в сперматоцитах гибрида будет менее суммы редуцированных, или гаплоидных чисел родителей. В первом случае никакой конъюгации очевидно не происходило, и не было потому и псевдоредукции числа хромозом, и во втором конъюгировала лишь некоторая небольшая часть хромозом, и произошла частичная псевдоредукция.

Не происходит конъюгации хромозом при скрещивании бабочек *Smerinthus ocellata* и *Dilina tiliæ* (Federley, 1914). Отсюда можно предположить, что у видовых гибридов потому и не происходит расщепления признаков, что у них не происходит конъюгации хромозом, а, следов., не происходит и расхождения отцовских и материнских хромозом при редукции, обуславливающего самое расщепление. Оба деления, как редукционное, так и эквационное, происходят простым повторным продольным делением всех отцовских и всех материнских хромозом, почему все половые клетки будут носителями тех и других. При частичной конъюгации хромозом является уже возможность колебаний в распределении их при редукции между половыми клетками, а, следов., и возможность колебаний в распределении отцовских и материнских признаков между потомством, колебаний, наблюдаемых у многих гибридов.

Отмеченная выше связность ген и признаков не является постоянной и допускает исключения. У бабочек и кур она является полной у самок и неполной у самцов, а у *Drosophila* наоборот. У *Drosophila* всегда примешивается некоторое число (от 1% до 33%) таких форм, у которых связность признаков является нарушенной. Так, напр., в тех случаях у *Drosophila*, когда, при нормальной связности признаков, должны получиться только особи черные с рудиментарными крыльями и серые с длинными, получаются (в количестве 17%), с явным нарушением этой связности, особи черные с длинными крыльями и серые с рудиментарными. При этом для *Drosophila* доказано влияние температуры на процентное отношение этих случаев нарушенной связности к случаям нормальной, а именно первый максимум лежит при температуре 13° С. и второй при 31°—32° С. (Plough, 1919).

Бэтсон и Пэннет (Bateson a. Punnet, 1911) поставили эти нарушения в связь с перекрещиванием хромозом, при котором они, как мы видели, могут обмениваться участками и находящимися в них хромосомами. Согласно отмеченному выше перекрещивание не наблюдается в половых клетках самцов *Drosophila* и у самок шелковичной бабочки, но у кузнечиков перекрещивание имеет место в половых клетках обоих полов (Nabours, 1919). Самый факт перекрещивания хромозом и нарушение чрез это групповой связности признаков навел на мысль о линейном расположении ген в хромосомах, высказанную Морганом (1911) и развитую Стертевантом (Sturtevant, 1913 и 1915). Так как различные признаки, при одинаковых условиях, представляют различное процентное отношение случаев нарушенного к случаям нормального группового наследования, то разницу эту приписывают различному положению ген в хромосомах. Говоря вообще, чем ближе лежит гена одна к другой, тем меньше шансов, что между ними произойдет перекрест и разрыв и наоборот. Таким образом, можно предположить, что гены с различным процентным отношением перекрещивания к нормальной связности лежат на протяжении хромосомы на разных расстояниях друг от друга, т.-е. расположены линейно. У *Drosophila* даже пытаются наметить положение отдельных ген в каждой хромозоме.

Все эти изменения являются причиной перетасовок имеющихся ген и им соответствующих признаков, но рядом с этим мы все-таки должны допустить и изменение самих ген и даже образование новых, обуславливающих появление совершенно новых признаков.

Если существует промежуточная наследственность, приводящая к образованию стойких форм, тогда теоретически мыслимо возникновение нового вида путем гибридизации ранее существовавших. Впрочем, в некоторых случаях и при альтернативной наследственности, гетерозиготные формы могут, повидимому, сделаться гомозиготными и постоянными. Тоуэр (Tower,

Образование
видов путем
гибридизации.

1910) при скрещивании двух видов колорадского жука, а именно самки *Leptinotarsa undecemlineata* и самца *L. signaticollis*, получил промежуточных гибридов, которые в поколении F^2 расщеплялись в пропорции: 1 отцовского типа, 2 промежуточных и 1 материнского. При более высокой температуре и большей влажности все поколение F^2 было материнского типа, и этот тип сохранился потом в течение шести поколений. Кэстлю (Castle, 1912) при скрещивании чернопегих крыс (*Mus decumanus*) удалось в течение 12 поколений подбором вывести две стойких подпороды: одну сильно пигментированную, другую — слабо. С другой стороны, некоторые возникающие при гибридизации признаки отличаются поразительной нестойкостью. Так, канарейка с коротким хохлом при скрещивании с канарейкой без хохла дает канарейку с длинным хохлом, но этот признак у потомства не сохраняется; порода андалузских кур получается каждый раз только путем гибридизации. Тем не менее, некоторые, как Лотси (Lotsy, 1912), идут столь далеко, что считают образование новых видов путем гибридизации почти единственным способом их возникновения. Примеры видов, возникших путем гибридизации, более известны среди растений, преимущественно среди злаков (Blinghem, 1919), но, повидимому, имеют место и в животном царстве. Так, орнитологи считают один вид синиц — *Cyanistes pleskei* Cabanis за гибрида голубой синицы *C. coeruleus* (Linn.) и лазоревой *C. cyanus* (Pall.). Последняя в восьмидесятых годах прошлого столетия появилась в таких местностях западной России, где была ранее только голубая синица, но с 1889 года лазоревая опять оттуда исчезла, а на границе соприкосновения этих двух видов возник ранее неизвестный вид *C. pleskei* (Pleske, 1912). Однако, в природе такие случаи все же редки, что и понятно, если вспомнить, как сравнительно редко встречается гибридизация в естественных условиях (стр. 366). Как на пример искусственно полученной путем скрещивания стойкой формы французские исследователи приводят гибридную расу, полученную скрещиванием домашней (*Cavia sobaya*) и дикой (*Cavia aeregea*) морской свинки в одном из пастеровских институтов Франции и названную *Cavia pastoris*, а также лепоридов Ру (стр. 348). Мы видели, насколько запутан вопрос о лепоридах, а вопрос о постоянстве *Cavia pastoris* может быть решен только путем тщательного измерения скелетов, в частности черепов, этой расы. Но, как было уже указано, возможность получения более или менее стойких пород путем гибридизации вытекает из многовекового опыта над домашними животными. Только немногие из них, как голуби и куры, произошли лишь от одного дикого вида: дикого голубя (*Columba livia*) и дикой банкивской курицы (*Gallus bankiva*). Громадное большинство домашних пород обязано своим происхождением нескольким диким видам и последующему скрещиванию между ними. Так, свиньи произошли от двух форм: нашего дикого кабана (*Sus scrofa*) и восточно-азиатской свиньи (*Sus vittatus*). Крупный рогатый скот — от вымершего европейского тура (*Bos primigenius*) и индийского дикого быка — *Bos nomadicus*. Собаки, по мнению некоторых, произошли от целого ряда диких форм: обыкновенного шакала *Canis aureus* (шпицы, пинчеры, терьеры и др.), индийского волка *Canis pallipes* (овчарки,

колли), абиссинского волка *Canis simensis* (борзые и таксы), египетского шакала *Canis doederleini* (гончие и лягавые), тибетского волка *Canis niger* (доги, ньюфаундленды, сен-бернары, бульдоги), а также и от нескольких других, как ныне живущих, так и вымерших видов. Другие полагают, что предки собак были менее многочисленны, но во всяком случае их было несколько. Таким образом, большинство рас домашних животных представляет собой гибридов настолько стойких, что по форме черепа можно судить о происхождении той или другой породы. Указывают обыкновенно на проявление признаков дикого вида при одичании домашних животных. Так, у одичавших свиней будто бы наблюдается возвращение к окраске, свойственной диким предкам, проявление у поросят полосатой окраски, тоже свойственной молодым диким кабаньям, но несвойственной поросятам большинства пород домашней свиньи¹⁾, приобретение самцами сильно развитых клыков, свойственных дикому кабану (см. главу IX) и т. п. Однако, возврат не бывает полным. Так, напр., породы домашней свиньи, возникшие через скрещивание европейского кабана (*Sus scrofa*) и восточно-азиатской свиньи (*Sus vittatus*), должны бы представлять возврат к этим двум формам, чего на деле не наблюдается. Кроме того, встречаются домашние породы, даже и между свиньями, отличающиеся полной стойкостью.

Наконец, весьма вероятно, что в этих изменениях играл важную роль и подбор наиболее приспособленных к новым условиям жизни особей, в данном случае, напр., вымирание особей с бросающейся в глаза окраской, чему можно найти и другие примеры. Так, в стадах оленей в нашей Лапландии весьма обыкновенны пегие и белые особи, но эти особи особенно страдают от комаров, мошек, оводов и других врагов. Если, напр., олененок делается жертвой орла, то прежде всего белый или пегий. Поэтому, по сообщению (устному) Маркграфа, у «избленных» лопарей, у которых стада имеют некоторую охрану, белые и пегие особи весьма обыкновенны, а в стадах, находящихся в полудиком состоянии, они исчезают. Таким образом, гибридизация может иметь значение для образования видов, но, вероятно, это значение не было особенно велико.

Как явление сходного характера с гибридизацией некоторыми рассматривается телегония. Так называется сходство детей не со своим отцом, а с отцом более раннего приплода. Если оставить в стороне людские отношения, где контроль довольно затруднителен, мы будем иметь лишь крайне ограниченное число подобных случаев. Дарвин занес на страницы своей знаменитой книги факт, сообщенный Лондонскому королевскому обществу в 1820 г. лордом Мортонем. Арабская кобыла, не совсем чистой крови ($\frac{7}{8}$), была покрыта самцом квагги и принесла гибрида. Квагга, как зебра, бурчелллева лошадь и др., принадлежит к числу полосатых представителей семейства лошадиных. Затем эта же кобыла была покрываема арабским жеребцом и, к удивлению владельца, принесла трех жеребят, которые имели

Телегония.

¹⁾ Хотя расположение зачатков волос продольными полосами, соответственно черным полосам кабанят, сохраняется и у зародыша свиньи (Hickl, 1913).

полосы поперек плеча и на ногах, а один был более полосат, чем вышеупомянутый гибрид (рис. 304). Случай тем более удивительный, что сама квагга полос на ногах не имеет. Этот случай, а равно и другой, сообщенный Джайльсом, когда поросята домашней свиньи путем телегонии наследовали окраску дикого кабана, играли весьма большую роль в полемике Герберта Спенсера с Вейсманом. Опираясь на них, Спенсер хотел доказать, что чисто физиологические влияния, испытанные матерью, могут отразиться на потомстве, против чего и возражал Вейсман, допускавший, что только морфологические и притом происшедшие вследствие внутренних причин особенности могут наследоваться потомством. Вейсман ссылаясь на многолетние наблюдения Ланга над собаками, давшие вполне отрицательный результат относительно телегонического наследования. В 1896 г. Юарт (Ewart), занимавшийся опытами получения гибридов обыкновенной лошади и бурчеллиевой, сообщил, что кобыла, которая дала таких гибридов, будучи

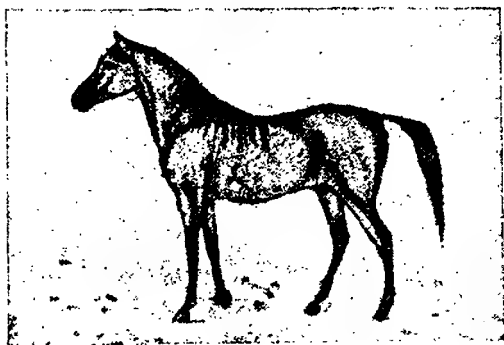


Рис. 304. Полосатый жеребец, родившийся у лорда Мортонна от обыкновенных родителей, но мать его была первоначально скрещена с кваггой. Случай этот Дарвином приписывался телегонии. По Мортону.

покрыта потом арабским жеребцом, принесла жеребенка с полосами на крупе и на почках. Казалось бы, снова получено неопровержимое доказательство телегонии. Однако, давно уже по этому поводу обращали внимание на то обстоятельство, что лошади, при отсутствии всякого влияния полосатых пород, приносят жеребят с полосами на плечах, на крупе и на ногах (стр. 356). Явление это считается атавистическим и служит доказательством происхождения домашней лошади от полосатых диких пород. В позднейшем (1899) своем сообщении Юарт

сам приводит ряд таких случаев, когда лошади в его опытах приносили полосатых жеребят независимо от всякого скрещивания и телегонии. Вероятно, эта склонность, сильнее выраженная у некоторых лошадиных пород, у других является более слабой. Один случай, приводимый Юартом, поразителен по своей наглядности. Кобыла из шотландских пони принесла двух жеребят с поперечными полосами, а потом принесла ублюдка от отца полосатой породы. После же этого принесла опять чистокровного жеребенка, но уже без следа полос. Таким образом, если бы мы вздумали обобщать этот факт, то пришлось бы заключить, что после скрещивания с полосатой породой склонность к производству полосатых жеребят ослабела, а не усилилась. Юарт подвергает подробному анализу вышеприведенный случай лорда Мортонна и приходит к заключению, что полосатое потомство этой кобылы имело полосы вовсе не на тех местах, где они расположены у квагги. Остальные черты сходства, подмеченные Мортонном, напр., сходство гривы одного жеребенка с гривой зебры, также оказываются более чем сомнитель-

ными. Наконец, была выяснена родословная кобылы Мортон Юартом и оказалось, что она произошла от индийского пони, имевшего такую же полосатость, как один из ее жеребят от арабского жеребца, так что атавизм в данном случае едва ли подлежит сомнению.

Отрицательные результаты были получены после на лошади и зебре де Парана в Бразилии и И. Ивановым в России (в парке Фальц-Фейна), на овцах — Натузиусом, на собаках — Альбрехтом и др.

Белл (Bell, 1896) произвел опыты в этом же направлении над собаками и голубями, Бонд (Bond, 1894) и Бартле (Barthelet, 1900) над крысами и кроликами. Все эти исследователи приходят к отрицательному заключению относительно существования телегонии. В опытах Бонда, кроличихи гималайской породы были скрещены с диким серым кроликом и принесли помесь, а потом, будучи скрещены с белыми кроликами, правда, приносили иногда особей с сероватым оттенком, но Бартле полагает, что случаи эти вполне удовлетворительно объясняются возвратом к диким родичам, имеющим место более часто при скрещивании различных домашних пород, как это было в данном случае (гималайская кроличиха и самец альбинос).

Если телегония и имеет место, то наиболее вероятным может быть предположение, что живчики первого отца сохранились где-нибудь в женских половых частях и оплодотворили яйцо лишь при второй случке. При чрезвычайной живучести живчиков это предположение не является особенно странным, но все же как самый факт телегонии, так и эта гипотеза нуждаются в подтверждении (ср. vom Rath, 1899)¹⁾.

Аналогичное с телегонией явление описал Натузиус (Nathusius, 1867) для птиц, а именно, куры породы, несущей обыкновенно белые (непигментированные) яйца, после спаривания с петухом кохинхинской породы, несущей бурные яйца, начинают нести желтые (пигментированные) яйца.

Это явление, получившее название ксеннии, было подтверждено на различных породах Куттером (Kutter, 1877—1878), Гольдефлейсом (Holdefleiss, 1911), Вальтером (Walter, 1914) и Чермаком (Tschermak, 1910, 1912, 1915), причем последний обнаружил ксеннию и при скрещивании канареек с чижами и др. представителями сем. Fringillidae, и сомневаться в верности факта невозможно. Было несколько попыток дать объяснения этого влияния, длящегося иногда в течение трех месяцев. Были высказаны предположения, что сперма первого самца, вследствие живучести своей, могла остаться в половых частях самки и оказать чисто химическое влияние или на скорлупу непосредственно, или даже через самое яйцо. Вероятнее, однако, третье предположение, а именно, о влиянии чужой спермы на стенки половых путей, выделяющие скорлупу яйца. Мы видели (стр. 321), что у млекопитающих обнаружено внедрение живчиков в эпителий матки, а вообще же живчики могут жить в половых частях матки очень долго: у некоторых

Ксенния.

¹⁾ Еще труднее допустить изменение наследственных свойств матери под влиянием развивающегося зародыша через плаценту, т.-е. орган, служащий для питания и дыхания зародыша насчет материнского организма и образованный срастанием органов зародыша с органами матери, как это делает Кольман (1901).

видов летучих мышей спаривание происходит летом (в июле или августе), а оплодотворение яйца — лишь весной (в апреле), после спячки (van Beneden, 1880). У пчел самка оплодотворяется один раз на всю жизнь, а живчики продолжают жить несколько лет в семесприемнике. Изолированная курица несет после спаривания оплодотворенные яйца в течение трех недель. С этой точки зрения означенное объяснение вполне допустимо, но самый механизм влияния все же не понятен. Из того обстоятельства, что самки после скрещивания с самцом породы или вида, имеющих пигментированные яйца, продолжают иногда нести таковые же, даже будучи потом спарены с самцом своей породы или вида, для которых характерны яйца непигментированные, можно заключить, что чужая сперма влияет не на скорлупу и не на самое яйцо, а именно на половые пути самки, почему это влияние и оказывается длительным.

Партеногенез.

Можно различить несколько форм девственного развития, или партеногенеза, который может быть противопоставлен развитию с оплодотворением, или гамогенезу (стр. 296), а именно: уже нам известный (стр. 328) искусственный, затем, периодический (или сезонный), односторонний и, наконец, постоянный.

Некоторые отличают партеногенез зачаточный и факультативный. Зачаточный партеногенез, т. е. способность проходить первые стадии развития без оплодотворения, может быть обнаружен у столь высоко стоящих форм, как птицы (Barfurth, 1895; Lau, 1896) и даже предполагался у млекопитающих (Bischoff, 1844), хотя последнее не подтвердилось. Изолированные от петухов куры, по наблюдениям Барфурта, продолжают нести яйца до начала 4-ой недели. Но позже, до конца 5-ой недели, яйца все еще оплодотворяются из запаса семени, находящегося в половых частях курицы, но семя уже настолько перезрело, что развитие таких яиц идет так же, как и неоплодотворенных. Только с 40-го дня, по мнению Барфурта, курица несет совсем неоплодотворенные яйца. Дробление таких яиц идет весьма неправильно и медленно, раздробившиеся участки будто бы лишены ядер (стр. 84) и вообще процесс носит патологический характер. Впрочем, по другим наблюдениям это дробление, хотя и замедлено, и часть яйца (собственно зародышевого диска) не дробится, но все же при этом можно обнаружить ядра и даже карпокинетические фигуры (Lécaillon, 1909 и 1910). Лекайон обнаружил такую же способность у фазанов и павлинов, и Шаппелье (Chappelier, 1916) у уток (Anas и Cairina) и их гибридов и у некоторых птичек из сем. Fringillidae и их гибридов. Вообще, возможно, что для птиц эта способность общее явление. Допускается, что начальное девственное развитие свойственно также яйцам других животных, хотя, вообще говоря, вполне точных данных относительно этой формы партеногенеза у позвоночных мы пока не имеем.

Партеногенез факультативный понимался, как способность яйца, обыкновенно развивающегося с оплодотворением, развиваться и давать новое поколение без оплодотворения, как мы это видели, говоря об искусственном партеногенезе (стр. 328). Так могут развиваться без оплодотворения яйца тутового шелкопряда и некоторых других шелкопрядов. Такой же партеногенез приписывается и некоторым пчелкам, а именно, морским звездам (Greeff, 1876; Hertwig, 1890).

Но мы видели, сколь ничтожные колебания условий могут вызвать явления искусственного партеногенеза; возможно, что во всех этих случаях исследователи имели дело с искусственным партеногенезом, вызванным колебанием температуры окружающей среды и другими условиями, да и вопрос о зачаточности факультативного партеногенеза тутового шелкопряда от внешних условий нуждается в переисследовании. Не исключена возможность, что как зачаточный партеногенез, так и факультативный тесно связаны с искусственным раздражением яйца, почти неизбежным при наших опытах. Логичнее было бы

отличить животных, яйца коих способны к искусственному партеногенезу, причем они могут проходить лишь начальные стадии (партеногенез зачаточный) или даже давать личинку и готовое животное (партеногенез факультативный), и животных, яйца коих не способны к искусственному партеногенезу.

Весьма распространенную форму представляет партеногенез периодический, или сезонный, при котором за рядом поколений девственных следует одно или несколько поколений, состоящих из самцов и самок, причем смена эта часто стоит в зависимости от времени года. Травяные тли (*Aphidae*), у которых партеногенез и был открыт Бонпе в XVII веке, а также родственные им хермесы (*Chermes*) и филлоксеры (*Phylloxera*), орехотворки (*Cynipidae*) и некоторые другие насекомые, некоторые низшие ракообразные, коловратки между червями представляют нам явление такого партеногенеза и, вместе с тем, чередования поколений партеногенетических и гамогенетических.

Классическим примером являются травяные тли.

В общих чертах чередуемость у этих форм такая: 1) ряд девственных поколений; 2) поколение самок — полонок (sexuparae), дающее самцов и самок; 3) обоеполое поколение, состоящее из самцов и самок; 4) поколение самок основательниц (*fundatrices*), выходящее из оплодотворенных яиц и дающее начало ряду девственных поколений.

Старые наблюдатели (Kyber, 1815), а за ними целый ряд новейших (Мордвило и др.) утверждают, частью на основании экспериментальных данных, частью на основании различных соображений, что холод и плохое питание стимулирует у этих насекомых переход к гамогенезу.

Однако, другие исследователи, как Морган (Morgan, 1909), Клодницкий (Klodnitzky, 1911) и др., утверждают иное.

Морган пришел к отрицательному выводу касательно влияния температуры и пищи, а равно и пересадка розовых кустов, служивших пищей, в растворы различных солей не оказывала никакого влияния. Он находил самцов и оплодотворяемых самок среди жаркого лета, а девственных самок — поздней осенью.

По наблюдениям Клодницкого, полоноски в некотором количестве появляются в течение всего лета, как и партеногенетические самки, но последние могут размножаться только при благоприятных условиях, которые исчезают с наступлением зимы, тогда как оплодотворенные яйца должны перезимовать, и этим самым замыкается годичный цикл. Что же касается внешних условий, то на характер размножения они не влияют. Гамогенез требует также благоприятных температурных и пищевых условий, ибо способные к оплодотворению самки в случае голодания чаще вовсе не откладывают яиц.

С другой стороны, содержание девственных тлей на холоду или в тепле не вызывало никаких изменений в способе размножения. Таким образом, самое чередование обусловлено, очевидно, некоторыми внутренними причинами, а не внешними влияниями. Но тем не менее у форм, мигрирующих с одного растения на другое, пересадка на другое растение, как на это обращает внимание Мордвило, все-таки вызывает появление нового поколения.

Едва ли не на более прочную почву поставлен этот вопрос по отношению к водяным блохам, или дафниям (*Daphnidae*). Цикл размножения этих ракообразных близок к таковому тлей: за одним или несколькими девственными поколениями следует обоеполое, состоящее из самцов и самок и отлагающее яйца на зиму, из коих опять весной выходят девственные самки.

Некоторые исследователи (de Kerhervé, 1892 и 1894; Issakowitsch, 1906) приписывали плохому питанию и пониженной температуре стимул к появлению и самцов, и оплодотворяемых самок, но г-жа Куттнер (Kuttner, 1909) отрицает влияние внешних условий и для дафний, а Вольтерек (Woltereck, 1909) в обстоятельной работе поставил вопрос наиболее широко и продуманно, и его взгляды нашли подтверждение в исследовании Папаниколау (Papnikolau, 1910). Указанные внешние условия влияют на появление гамогенетического размножения, а именно, вызывая увеличение процентного числа самцов в потомстве данной особи, но влияние возможно только в определенный период цикла.

Первые поколения (след., вышедшие из оплодотворенных яиц) и ближайшие к ним остаются партеногенетическими при всяких условиях и при повышенной температуре, или еще лучше при хорошем питании, могут размножаться партеногенетически бесконечно; последующие срединные поколения при усиленном питании и повышенном обмене веществ обнаруживают склонность продолжать партеногенетический способ размножения с подавлением наступающего гамогенетического; более поздние поколения содержат самцов и откладывают всегда оплодотворенные яйца. Таким образом, и здесь характер размножения обуславливается внутренней тенденцией сначала к партеногенетическому, а потом к гамогенетическому размножению, и лишь в промежутке, во время смены этих тенденций, обнаруживается зависимость от условий.

Возникает вопрос, удастся ли эту точку зрения распространить современем на насекомых и коловраток. По отношению, напр., к *Apuragea cochlearis* из числа последних Лаутерборн (1900 и 1903) тоже принимает последовательно сменяющийся ряд определенных, друг за другом следующих форм, составляющих, как и у ракообразных, замкнутый годичный цикл.

Во всяком случае, по крайней мере на границе между сменой двух тенденций, возможно уловить зависимость от внешних влияний, и позже (см. главу VI) нами будет поставлен вопрос, чем она обуславливается.

У коловраток, в частности у *Hydatina senta*, цикл размножения тоже представляет довольно сложное чередование партеногенетических и гамогенетических поколений, причем у *Hydatina* встречаются два рода самок: одни откладывают девственные яйца на самок и эти яйца выделяют только одно редукционное тельце, т.-е. как бы оплодотворяются вторым тельцем, почему и число хромосом в них полное, или диплоидное, а другие на самцов и самок. Из этих яиц яйца на самцов выделяют оба редукционных тельца, т.-е. развиваются чисто девственно, почему и число их хромосом половинное, или гаплоидное, а яйца на самок выделяют оба редукционных тельца, но они развиваются с оплодотворением, и число хромосом пополняется внесенными живчиком (Whitney, 1917). По отношению к ним также возникал вопрос о влиянии температуры (Mauras, 1891) и пищи (Nusbaum, 1897), а именно, в смысле увеличения числа самок, откладывающих яйца и на самцов, при низкой температуре и плохом питании. Аналогичное явление описывается

для *Asplanchna* (Mitchell, 1912). Некоторые (Whitney, 1907, 1915, 1916) увеличению числа самцов или самок приписывают характеру пищи, а именно, кормлению хлорофиллоносными или бесхлорофилльными водорослями. При диете, по Уитнею, размножение первого рода самок может будто-бы идти без конца, но при кормлении коловраток хлорофиллоносными водорослями самки откладывают яйца меньшей величины, которые чисто девственно дают самцов. Если же такая самка, которая дает яйца на самцов, будет оплодотворена, то она откладывает зимние яйца на самок. Но целый ряд авторов (Lauterborn, 1898; Shull, 1910 и 1911 и др.) отрицает влияние температуры и пищи. По Шеллу, влияние температуры сводится к тому, что при низкой температуре *Hydatina* слабее реагирует на всякие другие влияния, чем при высокой; но он допускает влияние других факторов: с одной стороны, — процентного содержания веществ, растворенных в воде, в частности продуктов разложения (которые в опытах можно заменять вытяжкой из лошадиного навоза), и несколько уменьшающих число самок, откладывающих яйца на самцов. а далее в присутствии этих веществ будто бы встречаются только самки, откладывающие яйца на самок; с другой стороны, он допускает влияние хлористого кальция, несколько увеличивающего число самок, откладывающих яйца на самцов. Наконец, есть указание, что простая смена среды, напр., речной воды на колодезную и наоборот, увеличивает число самцов (Кои, 1917).

Односторонним партеногенезом называется такой, при котором неоплодотворенные яйца дают начало одному полу, чаще всего самцам (аррентокция). реже самкам (телитокция). У пчел (*Apidae*), у которых впервые (Dzierzon, 1849) и был вполне точно установлен односторонний партеногенез вообще, ос (*Vespidae*), некоторых наездников (*Prestwichia*) (Римский-Корсаков, 1916), некоторых пилильщиков (*Tenthredinidae*) (Ernst, 1905—1906), а также, повидимому, у некоторых видов муравьев, из неоплодотворенных яиц выходят только самцы, а из оплодотворенных самки или еще и рабочие, представляющие собой недоразвитых в половом отношении самок. У ос и муравьев рабочие иногда участвуют в размножении, но, будучи неоплодотворенными, откладывают яйца, из которых выходят только самцы, а будучи оплодотворены, откладывают яйца и на самок (Fielde, 1905). Своеобразную форму одностороннего партеногенеза представляет наседник *Melittobia*, откладывающий яйца на кожу личинок одиночных ос: он откладывает небольшое число неоплодотворенных яиц, из которых выходят самцы, оплодотворяющие мать, которая тогда начинает откладывать яйца на самок (Малышев, 1911).

Хотя факт девственного развития самцов, или трутней, у пчел был подтвержден последующими исследователями (Siebold, 1856, и др.), тем не менее высказывались сомнения на этот счет (Dickel, 1899; Paulcke, 1899), и допускалась возможность, что по крайней мере часть трутней развивается из оплодотворенных яиц. В пользу этого говорило одно наблюдение. Обыкновенно при скрещивании пчелиной самки, или матки, с трутнями другой породы гибридизация отзывалась в следующем поколении только на матках и рабочих, а трутни остаются чистокровными представителями материнской породы, что вполне согласуется с развитием первых из оплодотворенных, а вторых из неоплодотворенных яиц. Но в одном случае (Pérez, 1878) были получены будто-бы гибридные трутни с примесью отцовских признаков. Однако, это наблюдение может быть объяснено тем, что экспериментатор имел дело не с чистой (гомозиготной), а гибридной (гетерозиготной) породой и получил в сущности расщепление признаков. Петрунkevич (1901, 1903) подверг вопрос проверке. Действительно, в то время как в яйцах на маток и рабочих всегда можно найти живчик или мужское ядро, в яйцах на трутней никогда нельзя найти ни того, ни другого. В половых путях пчелиной матки имеется приспособление, благо-

даря которому на яйцо может выпускаться из семяприемника сперма или не выпускаться (Bresslau, 1905; Adam, 1913). Так как матка скрещивается с трутнем раз в течение всей жизни, то давно было замечено, что матки, которые устарели и растратили запас спермы, или у которых она была убита понижением температуры, откладывают трутневые яйца. Решающим же аргументом является редуцированное число хромосом в половых клетках трутней и некоторых других девственно развивающихся самцов и отсутствие у них поэтому редукции при развитии живчиков (стр. 340).

Вероятно, особую форму представляет партеногенез, который мы назовем спорадическим и который, обыкновенно, соединяют с партеногенезом односторонним. Он наблюдается, по Зибольду (Siebold, 1859), у своеобразных бабочек Psychidae, в том числе у р. *Solenobia* (рис. 305), а потом эту форму партеногенеза наблюдали у шелкопряда *Orgyia* (Rangnow, 1913) (рис. 306). У двух последних бабочек самки бескрылы и червеобразны (рис. 305b и 306b), а у многих Psychidae и безноги. У этих форм из неоплодотворенных яиц выходят самки, при чем у *Solenobia* самцы не появляются годами.

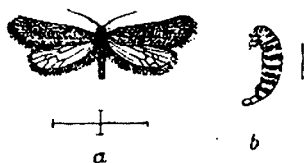


Рис. 305. *Solenobia triquetrella*: а—самец; б—самка. Линиями обозначена натуральная величина. Из Клауса-Гроббена.

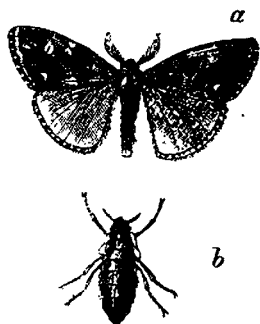


Рис. 306. *Orgyia antiqua*: а—самец; б—самка. Из Клауса-Гроббена.

Затем совершенно спорадически появляются самцы. Цикл размножения этих форм не изучен. Предполагают, что те самки дают самцов, которые были случайно оплодотворены вообще редко встречающимися у этих форм самцами, тем более, что самки этих бабочек обладают всеми органами для восприятия и хранения семени.

Кроме того, партеногенез обнаружен во многих других случаях: среди жуков у мучного жука (*Tenebrio molitor*) (Saling, 1906) и в сем. Curculionidae (Силантьев, 1906; Васильев, 1909); среди прямокрылых у *Dixippus*, *Bacillus* (Dominique, 1896; Daiber, 1904) и в сем. Phasmidae вообще; между низшими бескрылыми насекомыми у *Machilis* (Neumons, 1905); между клещами у *Gamasus auris*, паразитирующего в ушах быков и коров (Trouessart, 1909); между ракообразными у *Cypris* и др. Но характер этого партеногенеза не всегда ясен. В некоторых случаях наблюдается, что среди девственного поколения спорадически появляются самцы.

Существует ли постоянный партеногенез? В некоторых случаях допущение его было основано на недостаточном наблюдении, так как самцы иногда, действительно, попадаются крайне редко: у *Rhodites* часто на несколько сотен, у *Dixippus* на несколько тысяч самок приходится 1—2—3 самца, и в большинстве случаев развитие идет, надо думать, партеногенетически.

Так, у одного вида муравьев *Tomognathus sublaevis*, живущего паразитически в гнездах других муравьев, тоже находили долгое время одних самок, а потом нашли самцов. Есть целый ряд форм, для которых самцы не известны: у некоторых коловраток, у низших ракообразных, как, напр., *Cypris reptans*, у некоторых пилильщиков, орехотворок, тлей и хермесов. Возможно, что в некоторых случаях самцы и будут открыты, но во всяком случае их роль в размножении ничтожна. Точно так же виноградная филлоксеры (*Phylloxera vastatrix*), завезенная в Европу из Америки и имеющая там гамогенетическое поколение, в Европе размножается, повидимому, исключительно девственно.

Наиболее убедительные примеры приводятся Холодковским (1900, 1914) относительно хермесов, среди которых есть такие виды (*Chermes pini*, *Ch. piceae*), у которых яйца обоеполых поколений будто бы всегда погибают, и размножение идет исключительно девственным путем, а есть такие (*Ch. abietis*, *Ch. lapponicus*), у которых в известных местностях самцов не существует и быть не может. Обыкновенно, переход от одного способа размножения к другому сопровождается миграцией хермесов и тлей с одного растения на другое или, по крайней мере, с одной части растения на другую, но у названных видов эта миграция не осуществляется вовсе, и самцов не появляется. Точно также по мнению Мордвило (1922) есть несколько видов хермесов и других тлей, которые, будучи завезены в местности, где необходимого для миграции растения нет, или живя в местности, где оно почему-либо исчезло, размножаются исключительно девственно десятилетиями. *Ch. abietis* и *lapponicus* в Европейской России и северной Европе размножаются девственно, вероятно, с тех пор, как исчезла в этих странах лиственница, на которой живет гамогенетическое поколение этих видов, т.-е. с межледникового периода. Если вспомнить, что партеногенез в сущности представляет собой гамогенетическое размножение, в котором роль сперматозоида принимает на себя редукционное тельце (стр. 326) или хроматиновые элементы, ему соответствующие, почему он и может быть сравнен с обновлением ядра у простейших при автогамии и депрессии (стр. 113), то в сущности бесконечный партеногенез не является таким парадоксальным явлением: оплодотворение редукционным тельцем при партеногенезе, своим живчиком при самооплодотворении, наконец, оплодотворение чужим живчиком при скрещивании — все это явления одного порядка, различающиеся в своем значении количественно, а не качественно. Мысль одного из эпиграфов этой книги, взятого из Ван-Бенедена, остается верной.

Существуют еще некоторые формы полового размножения, заслуживающие внимания. Так, Кольман назвал неотенией те случаи, когда животное сохраняет в период половой зрелости некоторые личиночные черты. Неотения наблюдалась у хвостатых амфибий, а именно у тритонов (*Molge alpestris*, *cristata*, *palmata*, *taeniata*), а также у бесхвостых амфибий (*p. Pelobates* и *Alytes*).

Явление это может быть вызвано искусственно при плохом питании головастика и вообще при ухудшенных условиях освещения, температуры,

Неотения

а равно и при поранении головастика. Эти условия, повидимому, задерживают процесс роста и превращения органов, кроме половых, и получаются половозрелые особи малого роста, иногда сохраняющие окраску головастика, иногда даже жаберное дыхание и т. п. Аллен (Allen, 1917) показал, что именно удаление щитовидной железы у головастика останавливает превращение, но половые органы при этом развиваются, и в результате получается неотеническая особь. Возможно, что все перечисленные условия действуют косвенно, понижая деятельность щитовидной железы, выделяющей в кровь секрет, очевидно, необходимый для нормального хода роста и превращения.

Каммерер (1909) путем искусственного преждевременного освобождения зародыша от яйцевых оболочек вызвал склонность к неотении у лягушки-повитухи (*Alytes obstetricans*). Одна личинка осталась в личиночном состоянии 4 года 8 месяцев и достигла половой зрелости. Яйца ее были оплодотворены спермой обыкновенного самца, и потомство, хотя не было неотеническим, но обнаружило тенденцию к замедлению превращения, оставаясь в личиночном состоянии 2 года 8 месяцев. Вероятно, Каммерер напал на особей, обладавших уже по самой природе склонностью к неотении (Hanseman, 1909), в частности, может быть, к ослаблению деятельности щитовидной железы, и едва ли можно в данном случае говорить о наследовании искусственно вызванной особенности.

Весьма распространено явление неотении у живущих в море и похожих на паукообразных *Rantopoda* (стр. 249). У них нередко половозрелые особи сохраняют личиночные органы. Так, напр., *Ammothaea borealis* сохраняет во время размножения клешни на первой паре конечностей, хотя вполне развитая форма лишена клешней (Шимкевич, 1907).

У амфибий иногда дело идет еще далее. Животное, сохраняя полную форму личинки, получает половые органы и размножается, как это наблюдается на аксолотах (*Siredon pisciformis*; рис. 303), представляющих половозрелую, дышащую жабрами, личиночную форму хвостатой амфибии — амблистомы (*Amblystoma tigrinum*), дышащей исключительно легкими. В отличие от типичной неотении, при коей лишь немногие органы удерживают личиночный характер, Жнар предложил назвать этот случай прогенезом.

Превращение в амблистому имеет иногда место и в аквариумах, но, повидимому, более часто оно совершается на родине аксолота, в Мексике, при пересыхании обитаемых им водоемов. Многолетние старые наблюдения г-жи Шовен показали, что изобильный корм, а также содержание аксолотов в мелких водоемах и отлучение от воды вызывают их превращение. К тому же заключению пришли и последующие исследователи (Schufeldt, 1885). Но позднейшее исследование вопроса Лауфбергом (1913) и Кольцовым (1921) показало, что превращения аксолота в амблистому легко достигнуть, если кормить молодъ выделениями щитовидной железы, т. е. тиреоидином. Возможно, что разводимые в Европе в аквариумах аксолоты принадлежат к расе с наследственно ослабленной деятельностью щитовидной железы. Тиреоидин представляет водное белковое соединение. Впрыскивание в брюшную полость

аксолота другого такого соединения — подкаеина тоже стимулирует начало превращения, но потом оно останавливается (Iensen, 1921). Неотения была свойственна, повидимому, и ископаемым амфибиям *Stegosephali*.

К категории этих же явлений надо отнести случай, когда при развитии преждевременно появляются отдельные признаки следующей стадии, напр., у личинки насекомых крылья и конечности развиваются так, как они должны быть развиты у куколки, или у личинки появляются даже надкрылья, как это наблюдали у мучного червя, т.-е. личинки *Tenebrio molitor* (Peymons, 1896). Это явление, обыкновенно наблюдаемое в искусственных условиях, Кольбе (Kolbe, 1903) назвал протетелией.

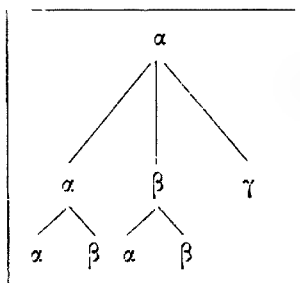
Относительно некоторых форм, сходных по организации с личинками других животных, неоднократно было высказываемо предположение, что они могли возникнуть путем неотении, и такие формы получили название неотенических.

Стоит допустить, что аксолот навсегда утратил способность к превращению в *Amblystoma*, и мы получим прекрасный пример возникновения новой формы путем задержки развития. Конечно, мы не можем с достоверностью сказать, что таким же образом произошли некоторые другие хвостатые амфибии, как это и предполагалось некоторыми, но не можем и отрицать этой возможности. Весьма вероятно неотеническое происхождение, напр., постоянножаберной слепой амфибии *Typhlomolge rathbuni*, найденной в колодцах и подземных водах Техаса и по самым условиям жизни, надо думать, являющейся формой не древней, а позднейшего происхождения. Точно так же некоторые принимают неотеническое происхождение коловраток, приближающихся к трохофоре (стр. 218), и нечленистых ленточных червей, из коих *Archigetes* (рис. 153) сохраняет на заднем конце тела личиночные крючки (Lönnerberg, 1897; Spengel, 1905; Pintner, 1905; Lühe, 1908) и др.

Кун (Chun, 1892) назвал диссогонией особый вид размножения, при котором половозрелые особи являются в двух различных формах, причем одна из них путем метаморфоза превращается в другую. Кун наблюдал это явление на гребневниках *Eucharis multicornis* и *Bolina hydatina*, у которых сначала достигает половой зрелости личинка и откладывает яйца, а потом половые органы у нее исчезают и она превращается во взрослого гребневника, в свою очередь достигающего половой зрелости. Но, повидимому, диссогония свойственна и некоторым червям. Так, давно было известно, что некоторые кольчатые черви сем. *Nereidae* (рис. 195, С) являются в двух формах, отличных по виду: одна из этих форм живет на дне и относилась прежде к роду *Nereis*; другая, отличающаяся строением паранодий и большой величиной глаз, живет на поверхности моря, т.-е. ведет, как выражаются, пелагический образ жизни, и относилась к роду *Heteronereis*. Затем, стали считать пелагическую форму за половозрелую, находящуюся в так называемом брачном наряде и предназначенную, благодаря ее подвижному образу жизни, для разнесения половых продуктов на возможно большее расстояние, а донную — за молодую (Ehlers, Claparède и др.). Но дело оказывается сложнее.

Диссогония.

К сожалению, данные исследователей этого вопроса (Westinghausen, 1891; Hempelmann, 1911) расходятся. По Гемпельману, половозрелая форма *Nereis* (α) откладывает яйца, из которых выходит или опять форма *Nereis* (α), или же форма *Heteronereis* малой величины (β). Те и другие откладывают яйца, но яйца *Nereis* богаче желтком, и из них тоже выходят трохофоры, отличающиеся от таковых *Heteronereis*. Несмотря на эту разницу, из тех и других личинок одинаково может выйти опять *Nereis* (α) или *Heteronereis* (β) малой величины. Этот цикл повторяется бесконечно. В редких случаях *Nereis* (α) уже по достижении половой зрелости может перейти в форму *Heteronereis* (β) и снова развить половые продукты, т. е. получается та же форма диссогонии, которую мы видели у гребневиков. Но из тех же самых трохофор, с одной стороны, или путем диссогонии из *Nereis* (α), с другой — может развиться крупная форма *Heteronereis* (γ), которая опять достигает половой зрелости. Таким образом α , β , γ — могут развиваться из трохофор, но α может превращаться в β или γ , а β в γ — не может. Все эти формы раздельнополы, но кроме того, встречается еще независимо от них гермафродитная форма (δ), хотя возможно, что она составляет особый подвид.



Пёцилогония.

Пёцилогонией Жюар назвал способность некоторых животных размножаться двумя или более различными способами в зависимости от условий. Так, коловратки и иногда ракообразные на зиму откладывают зимние, одетые особой защитной оболочкой яйца, а летом летние с более тонкой оболочкой, при чем самый процесс развития при этом может идти различно: у рачка *Leptodora kindtii* летние яйца развиваются без превращения, а из зимних выходит характерная личинка — науплиус (рис. 217). По Жюару, другой рачек — *Palaemonetes* в соленой воде откладывает яйца менее богатые желтком и проходит полное превращение, а в опресненной яйца у него гораздо богаче желтком и развитие сокращенное. Рачки рода *Alpheus* представляют три формы развития, и у одного вида этого рода (*A. soulegi*) форма развития стоит в зависимости от того, к какому виду принадлежит губка, в которой этот рачек паразитирует. Вышеописанное развитие *Nereis* или *Heteronereis* то из одного, то из другого рода личинок тоже представляет случай пёцилогонии. Сюда же надо отнести случай изменения способа развития внутреннего пласта у сцифомедузы *Aurelia flavidula* в зависимости от места обитания (Hude, 1894) и многие другие случаи.

Педогенез.

Н. Вагнер (1862) открыл еще одну замечательную форму полового размножения, называемую обыкновенно педогенезом, хотя правильное было бы назвать ее педо-партеногенезом. Один вид двукрылых из семейства *Cecidomyiidae* (р. *Miastor*) в личиночном состоянии девственно развивает яйца, из которых выходят личинки, живущие внутри тела матери и, повидимому, поедающие ее органы. Они также могут давать новое девственное поколение или же превращаться во взрослое насекомое (imago).

Это наблюдение было подтверждено другими исследователями (Pagenstecher, 1864; Мечников, 1865; Ганин, 1865; Leuckart, 1868), причем оказалось, что у личинки развиваются яичники, и в общем мы имеем частный случай живородности. Бэр (Baer, 1869) предложил для этого явления название «педогенез», т.-е. размножение в детском состоянии. Последнее время опять наблюдали размножение личинок, принадлежащих к виду *Miastor metraloas* (Kable, 1908; Müller, 1912 и др.). Существование педогенеза у другого двукрылого — *Chironomus* (Гримм, 1887) не было подтверждено. По Шнейдеру, у *Chironomus* откладывает яйца не куколка, как думал Гримм, а только что вылупившееся насекомое, но сохраняющее куколочную шкурку. Но настоящий педогенез существует, повидимому, у низших ракообразных, а именно, у некоторых дафнид (*Evadne*, *Podon*). У дафнид молодь вынашивается на спине в особой полости, называемой выводковой, а у названных представителей молодь, развивающаяся партеногенетически, когда оставляет выводковую полость матери, уже содержит в своих выводковых полостях яйца, развитые до стадии бластулы (Kuttner, 1911).

Повидимому, близкую к педогенезу форму размножения представляют нам многие сосальщики. Их половозрелые формы паразитируют в одном животном, а личинки в другом, обыкновенно в моллюске. Личинки эти дают внутри себя зародышей, и иногда эти зародыши могут развиваться в себе еще поколение, а в этом еще поколение, и только последнее поколение хвостатых зародышей дает опять половозрелую форму, попав в подлежащего хозяина.

Эти внутренние зародыши развиваются из одной клетки с делением подобно зародышам, развивающимся из яйца, и некоторыми описывается редукция хроматина в этих клетках, путем выделения одного редукционного тельца (Tennent, 1906; Reuss, 1903; Cary, 1909), так что многие считают эти клетки за настоящие девственно развивающиеся яйца. Этот способ размножения надо тогда относить к половому, в частности к педогенезу¹⁾. Здесь опять мы встречаемся с чередованием двух различных форм размножения.

В начале главы мы указали, что при половом размножении *Metazoa* начало новому поколению дает одна клетка, и что это явление возможно также и при бесполом, но половая клетка является особой, отличной от соматических. Теперь мы можем отчасти указать, в чем выражается это отличие: половая клетка подвергается редукции в той или другой форме.



¹⁾ Существует и другой взгляд на цикл развития сосальщиков (Dalfuss, 1919), но с ним удобнее познакомиться при изучении развития многих зародышей из одного яйца (см. главу VII).

Указатель.

Аберрация 172.
 Автогамия (автокопуляция) 111.
 Агамогония 111.
 Акклиматизация 19.
 Аллеломорфные признаки 350.
 Альбинизм 350, 352, 354, 355.
 Альтернативное наследование 350.
 Амбулаторная система 254.
 Амёбы; движение 33, 43—44; дефекация 46; деление 86; ам. искусственные 42; питание 45; размножение 117.
 Амитотическое деление 86, 96.
 Амфиоксис 197.
 Анабиоз 22.
 Аналогия 174.
 Анаэробные организмы 16.
 Анизогамия (анизокотипия, анизоконтингент) 107, 112.
 Антенны 232.
 Аннелидная теория 279.
 Аррентотоксия 369.
 Археонты 180.
 Астроксферы 59; искусственные 60.
 Атавизм 356.
 Ахроматин 58; ахроматиновое веретено 90.

Базальные тельца 71.
 Бактерии, их ядро 25; питание 32.
 Баротаксис (тропизм) 77.
 Батий 11.
 Безъядерные организмы 25—26.
 Белки 13—14, 38; молекулы белков 14.
 Бесполое размножение 296.
 Бесчеревые 261—265.
 Бивалентные хромозомы 93.
 Биогенная теория 14.
 Бластопор 160—161.
 Бластосфера 159—160.
 Бластоцель 160.
 Бластула 160.
 Блефаропласт 67.
 Брюшко 234.
 Брюшная цепочка 206.
 Букета стадия 307.

Вакуола сократимая 23, 29; искусственная 47; пищевая 65.
 Вариегат 171.
 Вегетативное размножение 117, 295.
 Вид 171; элементарный 172.
 Витализм 37, 51.
 Вольвокс 143; развитие 160; размножение 295.
 Вторичнополостные 195—198.
 Вторичноротовые 222.
 Выворачивание гидридов 180; губок 179.
 Выделительная деятельность организма 17; в. система червей 209; моллюсков 229; членистоногих 241; бесчеревых 264; позвоночных 276.

Гальванотаксис (тропизм) 66.
 Гамогенез 296.
 Гамогония 117, 295—296.
 Ганглии 127, 205—206.
 Ганглиозные клетки 126, 134—135.
 Ганглиодные ядра 93.
 Гарнитура хромозом 94.
 Гастрема 161.
 Гастроваскулярная система 182.
 Гастропор 160—161.
 Гастроула 162.
 Гастроуляция 161.
 Гелиотаксис (тропизм) 75.
 Генеративная часть клетки 119—120; ядра 64—65.
 Генитоцельная (гоноцельная) теория 210—211.
 Гены 359.
 Геотаксис (тропизм) 76—77.
 Гермафродитизм 129, 297.
 Гетерогамия 295—296.
 Гибридизация 341—361; при видообразовании 361—363.
 Гибриды 344, 350, 355; реципрокные 345, 346; промежуточные 357.
 Гидра 122; размножение 129.
 Гидротропизм 79.
 Гидроцель 259.

Гипертонические и гипотонические растворы 104.
 Гипостатические признаки 356.
 Гипофиз 281.
 Глаза радиат 183, червей 206; членистоногих 238; хордовых 262, 273.
 Глазки растений 36; жгутиконосцев 66.
 Гликоген 30.
 Глотка 186.
 Головная лопасть 231; головной мозг 272.
 Головогрудь 234.
 Гомодинамия 174.
 Гомологии 174.
 Гомономия 174.
 Гомотипия 174.
 Границы видимости 9; гр. жизни 17—19.
 Гранулы 53.
 Гребневки (ребровики) 201.
 Грегарины, движение их 34—35.
 Гонады 192.
 Губки 176—180.

Движение растений 32—33; грегарины и диатомовых 34—35; амёб 34; жгутиковое и ресничное 34; внутриклеточное 33; в каплях и смесях жидкостей 41—45.
 Деление клетки 83; ядра 85—98, 106; центрозоны 83; безъядерных клеток 84; инфузорий 86—106.
 Депрессия 113.
 Диморфизм 146.
 Диплейрула 259.
 Диплоидные яйца 93.
 Диссепименты 198.
 Диссогония 373.
 Дицемиды 167.
 Динады 305.
 Диатомовые водоросли; их движение 35.
 Длительные модификации 115, 172, 341.
 Доминирующие признаки 350.

Жаберные щели 261, 262, 263, 274; происхождение их 283.
 Жабры 204, 229.
 Железы 125, 132.
 Желтообразовательные клетки 310.
 Желток 297.
 Желточная оболочка 310—311.
 Желточники 201, 310.
 Желточное ядро 312.
 Живчик 297—306.

Задняя кишка 207.
 Зародышевый пузырь 312; з. пятно 312.
 Зрение животных 75.

Иглокожные 253—260.
 Изогамия (изокопуляция, изоконъюгация) 107, 109, 296.
 Изотонические растворы 104.
 Иммиграция 162.

Инфузория 64; деление их 87; в искусственных условиях 104.
 Инцистирование 23, 116.

Кадриль центров 326.
 Кардио-целомические отверстия 242.
 Кариогамия 111.
 Кариозомы 58, 60.
 Кариокинез 85—98; его объяснение 98—102.
 Кишечножаберные 282—288.
 Кишечнополостные 176—180—189.
 Клетка 24, 52—71; теоретическое представление о ней 71—72; физиологические свойства 73—79; клетки искусственные 44.
 Клетчатка 30.
 Коконы (капсулы) яйцевые 310.
 Колониальность 146, 193.
 Коммиссуры 127, 205, 225.
 Конечности позвоночных 269.
 Коннективы 225.
 Конъюгация 107—109; ее значение 112—115.
 Копуляционный бугорок 321.
 Копуляция 109.
 Корневожик, раковины 48; размножение 116—117.
 Корреляция морфологическая 361.
 Костная ткань 140.
 Кристаллы жидкие 50; регенерация к-ов 49.
 Кровеносная система 208, 228, 241, 275; ее происхождение 211.
 Кровь 123, 141.
 Круговорот веществ 27.
 Ксения 365.
 Ктенофоры 201.

Легочные мешки паукообразных 244.
 Лептоточные глысты 29.
 Лепториды 348.
 Лимфа 141.
 Линия 58.
 Линька у круглых червей 23; у членистоногих 235.
 Лучистые 176.

Макрогаметы 294.
 Макронуклеус 64, 87.
 Макросферическое поколение 116.
 Мальпигиевы сосуды 240.
 Мантия 225.
 Медузы 181—189.
 Мезентерий 197.
 Мезенхима 123, 192, 195—197.
 Мезобласт 195, 197.
 Мезоглея 124.
 Мезодерма 128, 192, 195—197.
 Менделлизм 349.
 Мерогония 334.
 Мероциты 337.
 Мерцательные клетки 70.
 Метамерия 173, 197—198; ее происхождение 216; ее исчезновение 217.

Метанефридии червей 213; моллюсков 229; членистоногих 246; позвоночных 276; их происхождение 213.

Метис см. Гибридизация.

Механизм 37, 51.

Меч гвосты 249.

Микрогаметы 294.

Микрогонидии 116.

Микрозоны 53.

Микрон (микромикрон) 9.

Микронуклеус 63, 87.

Микросферическое поколение 116

Миксомицеты 34.

Митотическое деление 85 — 98.

Мионемы 65 — 66.

Миоцель 264, 278 — 279.

Многоклеточные 28, 123, 159.

Многоножки 231; происхождение их 251.

Модификация 171; длительная 171, 341.

Моллюски 223.

Монеры 25.

Морфа 172.

Мочевина 30, 38.

Мультиполярное деление 95, 106.

Мышечная ткань 133; ее происхождение 125; м-ые фибриллы 133.

Надглоточный узел 205 — 206.

Насекомоядные растения 31.

Насекомые 232; их происхождение 251.

Наутилус 249.

Нематоиды 124.

Неотения 371.

Нервная система 183, 202, 205, 225, 237, 257, 262, 272, 280, 285.

Нервная ткань 134; ее происхождение 126; н-ая трубка 260; н-ая цепочка 205.

Нефромикии 214.

Нефростом 214.

Нефроцель 210.

Нога 225.

Нуклеин 57.

Оболочники 265.

Обонятельные органы (ямки) 206, 272.

Олигодинамическое действие 39.

Олигомерные черви 211.

Омолаживание 120 — 121; при трансплантации 154; при эксплантации 157.

Оогонии 313.

Ооциты 314.

Оплодотворение 323; его значение 339; искусственное опл. 343.

Опорная пластинка 124.

Органы чувств растений 36.

Ортонектиды 163.

Оскулум 177.

Отоциты (отолиты) 183.

Панспермия 12.

Парамеры 173.

Паренхимула (паренхимелла) 161 — 162.

Партеногенез 295, 366; искусственный 328; оплодотворенных яиц 331; мужской 343.

Партеногонидии 295.

Паукообразные 231; их происхождение 249.

Педипальпы 234.

Педогенез 374.

Пелликула 64.

Первичное зарождение 11.

Первичноротовые 222.

Первичноосные 222.

Первичнотрахеиальные 251.

Передняя кишка 195.

Перекрещивание хромозом 360.

Переливание крови 154.

Пересадка см. Трансплантация.

Перибранхиальная полость 263.

Перикардии 229.

Пердипирующие клетки 126.

Пёцилогония 374.

Пищеварение (полостное и паренхиматозное) 127.

Пищевод 186.

Плавательный пузырь 274.

Плавиники 269.

Плазмодий 34, 144.

Плазмозомы 58.

Пластин 58.

Пластозомы 61.

Пластогамия (плазмогамия) 111.

Подвид 171.

Подглоточный ганглий 205 — 206.

Позвоночные 269; происхождение их 278.

Полиморфизм 146.

Полиплоидная форма 180.

Полиспермия 336.

Половое размножение 115, 292.

Полость сегментационная 160; первичная 194; вторичная 195; ее происхождение 210.

Помеси см. Гибриды.

Почки моллюсков 229; позвоночных 276.

Почкование клетки 83.

Прививка см. Трансплантация.

Придаточные ядра 61.

Прогеиз 372.

Промитоз 87.

Простейшие 159, 175.

Протенны 14.

Протонефридии 200.

Протоплазма 53; ее функции.

Прототелия 373.

Псевдоподии 34, 41, 43.

Радула 228.

Раздельнополость 129, 296 — 297.

Размножение клеток у простейших 83 — 98; зависимость его от условий 102 — 107; р. колонизальных простейших 292 — 295; многоклеточных 295 — 296.

Разновидность 171.

Разноосные 222.

Раковина корненожек 48; моллюсков 225.

Раковинная железа 230.

Ракообразные 231; происхождение их 249.

Растение 27 — 29.

Расщепление признаков 351.

Регенерация кристаллов 49.

Редукция 317; женского хроматина 313.
 Редукционные тельца простейших 111;
 в яйцах 313; в живчиках 304; при пар-
 теогенезе 326.
 Реостаксис (тропизм) 78.
 Ресничные клетки 70.
 Рефлекс 126.
 Рецессивные признаки 350.
 Ризопласт 67.
 Рот двусимметричных 222; хордовых 281.

Самозарождение 11.
 Самооплодотворение 337.
 Сегментальные органы 209 — 210.
 Сегментационная полость 159 — 160.
 Селезенька 275.
 Сердце моллюсков 228; членистоногих 241;
 позвоночных 275; кишечножаберных 286.
 Сетчатый аппарат 63.
 Симбиоз животных с растениями 31.
 Симметрия 173; происхождение из ради-
 альной двурядной 201 — 204, 220; ради-
 альной из двурядной 253 — 260.
 Симпатическая система 238.
 Синапсис 306.
 Синцитий и синцелий 144 — 145.
 Системы животного царства 175;
 органов 145.
 Скелет клетки 64, 71.
 Скрещивание родственных особей 338.
 Слуховые пузырьки 183; органы 239, 278.
 Смерть 119.
 Соединительная ткань 128, 137.
 Сократимые пузырьки 23, 28; искусствен-
 ные 47.
 Соматическая часть организма 119.
 Сперматиды 303.
 Сперматогонии и снафматоциты 305.
 Сперматозонд 296.
 Сперматофоры 303.
 Спланхноцель 264, 278 — 279.
 Спорогония 117.
 Снячка 21.
 Сращивание животных 150.
 Старение 120 — 121.
 Статическое чувство 184.
 Статоцисты (статоциты) 184; моллюсков 227;
 членистоногих 239; иглокожих 257.
 Стереотаксис (тропизм) 74.
 Стрекательные органы 124.
 Сфера притяжения 59.
 Схизогония 117.
 Цифлополипы (медузы) 185.

Таксисы 79.
 Тавпяющие мышцы 357.
 Телегония 363.
 Телитоклия 369.
 Термотаксис (тропизм) 77.
 Тетрады 305.
 Тетранейрула 220.
 Тигмотаксис (тропизм) 74.
 Таны 174.
 Ткань 122.
 Торахс 233.

Трансплантация 147; наружная 148; вну-
 тренняя, 153.
 Трахеи 243 — 246; их происхождение 250.
 Трахейные; их происхождение 251.
 Трилобиты 250.
 Тропизмы 79.
 Трофоспонгий 63.
 Трофоцелльная теория 212.
 Трофоциты 63.
 Трохофора и трохосфера 217.
 Туницин 30.

Ублюдки см. Гибриды.
 Унивалентные хромозомы 93.
 Усики 232.
 Условия жизни 15.

Фагоцитарные органы 208.
 Фагоцитоз 127.
 Факторы 350, 357, 359.
 Ферментация 40.
 Фибриллы мышечные 133; нервные 135.
 Фолликулярные клетки 309.
 Фототаксис (тропизм) 75.

Халазы 312.
 Хвостовая лопасть 231.
 Хелицеры 234.
 Хемотаксис (тропизм) 78 — 79.
 Хитин 131, 235.
 Хлорофилл 27; в животных 30.
 Хорда 261; ее происхождение 289.
 Хордовые 260; их происхождение 278.
 Хорион 312.
 Хроматин 25, 56.
 Хромидии 68.
 Хромиолы 58.
 Хромозомы 93 — 95.
 Хромеры 95.
 Хрусталик 207.
 Хрящевая ткань 139.

Целобласт 197.
 Целом 195; происхождение его 210.
 Целотелий 195.
 Центриола 59.
 Центрозома 59; ее функции 70; деление ее 83.
 Центроплазма 59.
 Центросфера 59.
 Цилиофагоцитарные органы 163, 209.
 Цитодесмозы 143.
 Цитостом 65.
 Цитотаксис 77.
 Цитофаринкс 65.

Черви 189; бесполостные (плоские) 190 —
 198; их происхождение 201; первично-
 полостные 194; вторично-полостные 195,
 204; мезомерные и полимерные 249;
 олигомерные 175.
 Чередование поколений у простейших 115.
 Черепные 269.

Членистоногие 231.
Членистость бесполостных 193.

Эксплантация 156.
Экзогенное размножение 116.
Эксонъюганты 108.
Эктодерма 122.
Эктоплазма 43.
Эндогенное размножение 116.
Эндостернит 236.
Эндостиль 284.
Энтапофизы 236.

Энтолехия 38.
Энтодерма 122.
Эктоплазма 43.
Эпистатические признаки 356.
Эпителиально-мышечная ткань 125.
Эпителий 130.

Ядро 52, 56; строение его 56; окрашива-
ние при жизни 58; соотношение с плаз-
мой 57; двойственность его функции 67.
Ядрышко 58.
Яйцо 309.

Содержание.

	СТРАН.
От автора	3
От редактора	7

Глава I. Организм.

Гипотезы о происхождении организмов на земле. — Химический состав живого вещества. — Условия, при которых возможна жизнь, и приспособления к перенесению изменения этих условий: акклиматизация, спячка, анабиоз, инцистирование. — Клетка, как биологическая единица, и вопрос о жизни вне клетки. — Круговорот веществ. — Отличие и сходство в строении и функциях животных и растительных организмов. — Механическое и виталистическое понимание жизненных явлений. — Различные функции клетки с точки зрения механического понимания явлений и попытки искусственного воспроизведения физической стороны жизненных явлений в клетке. — Сравнение с явлениями неживой природы	9 — 51
--	--------

Глава II. Клетка и одноклеточные животные.

Составные части клетки. — Протоплазма и гипотезы относительно ее строения. — Ядро и центрозома. — Пластозомы и т. п. части клетки. — Высшая степень дифференцировки клетки, достигаемая некоторыми простейшими. — Двойственность ядра. — Разделение функций в клетке. — Физиологические и психофизические свойства клетки. — Размножение клетки. — Объяснение и искусственное воспроизведение непрямого деления клеток. — Влияние условий на размножение. — Конъюгация, копуляция и т. п. процессы. — Чередующееся размножение у простейших. — Половой процесс и смерть	52 — 121
---	----------

Глава III. Многоклеточные животные, их ткани, органы и происхождение.

Гидра, как представитель многоклеточных организмов. — Происхождение различных тканей. — Отличие одноклеточных и многоклеточных организмов. — Характеристика тканей. — Связь отдельных клеток организма. — Системы органов и образование колоний. — Самостоятельность отдельных частей организма и опытные доказательства этой самостоятельности (трансплантация, эксплуатация и т. п.). — Происхождение многоклеточных животных. — Гипотезы и переходные формы	122 — 170
--	-----------

Глава IV. Деление на типы и переходные формы между ними.

Понятие о систематических единицах и группах. — Принципы сравнения различных частей животного организма. — Деление на типы и под- типы. — Кишечнополостные. — Черви бесполостные, первично- и вто- рично-полостные. — О происхождении двурядной симметрии. — О проис- хождении вторичной полости тела. — О происхождении метамерии. — Моллюски. — Членистоногие. — Иглокожные и вторичная радиальная сим- метрия. — Хордовые. — Происхождение хордовых	171 — 291
---	-----------

Глава V. Яйцо, живчик, оплодотворение и половое размножение.

Размножение колоннальных простейших и возникновение полового процесса. — Формы размножения. — Особенности полового процесса. — Живчик и его развитие. — Редукция хроматина в мужской клетке. — Редукция хроматина в яйце. — Значение редукции. — Проникновение живчика в яйцо. — Оплодотворение. — Искусственный партеногенез. — Мери- гония. — Полиспермия. — Самооплодотворение, скрещивание, гибриди- зация и ее значение. — Телегония. — Ксения. — Партеногенез. — Неко- торые другие формы полового размножения	292 — 375
Указатель	377 — 381